УНИВЕРСИТЕТ ИМ. ФРИДРИХА ШИЛЛЕРА,
ЙЕНА, ГЕРМАНИЯ

УНИВЕРСИТЕТ КОРОЛЕВСКОГО КОЛЛЕДЖА, ГАЛИФАКС, КАНАДА

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ ТЕХНИКИ
ИМ. С.И. ВАВИЛОВА РАН, САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, РОССИЯ

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ
ГРАНИЦЫ, ПЕРСПЕКТИВЫ, АЛЬТЕРНАТИВЫ

Сборник научных трудов

РОЗА ВЕТРОВ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2013

Ответственные-редакторы-составители: *Георгий Левит, Эдуард Колчинский, Уве Хоссфельд, Ульрих Кучера, Леннарт Олссон*

Эволюционный синтез: границы, перспективы, альтернативы.
–СПб.: Издательство Роза Ветров, 2013 – 274 с.
ISBN 978-5-903722-20-4

Коллективная монография посвящена проблемам самоиндетификации современной эволюционной теории. Обсуждаемые вопросы касаются, сущности и границ современного дарвинизма. Рассматривается концепции «расширенного синтеза», интенсивно дискутируемые в научной литературе в последнее время. При изучении современных проблем авторы совершают экскурсы в историю биологии и обобщают различные отрасли современной эволюционной биологии. Книга написана ведущими зарубежными и отечественными специалистами в области эволюционной теории.
Книга рассчитана на широкий круг биологов, историков науки, аспирантов и студентов естественно-научных факультетов.
Переводы (за исключением специально обозначенных) выполнены Ю. С. Кирюковой.
Художественное оформление: Владимир Май
Авторы выражают признательность к.ф.н. Будылину Д. Ю. за помощь в подготовке рукописи.
Язык: русский, резюме на англ. языке.

Editors: Georgy Levit, Eduard Kolchinsky, Ulrich Kutschera, Uwe Hossfeld, Lennart Olsson

The Evolutionary Synthesis: Limits, Perspectives, Alternatives
St-Petersburg: Windrose 2013 – 274 c.
ISBN 978-5-903722-20-4

This collective monograph is devoted to a self-identification of contemporary evolutionary theory. In it, authors discuss questions related to the essence and limits of contemporary Darwinism (the Synthetic Theory of Evolution). The idea of the «extended synthesis» is debated in the context of history and various contemporary issues of evolutionary biology. The contributors to the book are leading contemporary German, American, and Russian evolutionary biologists.
The book will be of interest to a broad audience of biologists and historians of science.
The papers were translated from English by Kiryukova J.S. (unless otherwise indicated).
We are thankful to Dr. Dmitry Budylin for editorial assistance.
Illustrations by Vladimir May
In Russian with English abstracts

©Windrose Press
© Г.С. Левит (Levit G.S.), Э. Колчинский (Kolchinsky E.I.), У. Хоссфельд (Hossfeld U.), У. Кучера (Kutschera U.), Л. Олссон (Olsson L.) и коллектив авторов.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение ***Георгий Левит*** 4

ГЛАВА 1.
ЧТО ТАКОЕ СОВРЕМЕННЫЙ ДАРВИНИЗМ?

Что такое синтетическая теория эволюции? ***Томас Юнкер*** 9

Современная теория биологической эволюции:
расширенный синтез. ***Ульрих Кучера, Карл Никлас*** 19

ГЛАВА 2.
АЛЬТЕРНАТИВЫ ДАРВИНИЗМУ В ИСТОРИЧЕСКОЙ ПЕРСПЕКТИВЕ

«Эволюция на рельсах»: механизмы и уровни ортогенеза.
Георгий Левит, Леннарт Олссон 77

Сальтационизм и типология. ***Эдуард Колчинский*** 134

Забытый «старо-дарвинистский» синтез:
эволюционная теория Людвига Г. Плате.
Георгий Левит, Уве Хоссфельд 162

Социобиология: новая «пара наука»? ***Себастиан Линке*** 190

ГЛАВА 3.
ЭМПИРИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ: КЛАССИЧЕСКИЙ ДАРВИНИСТСТКИЙ И АЛЬТЕРНАТИВНЫЙ ПОДХОДЫ

Близкородственные группы видов восточноафриканских цихлид: последние исследования по молекулярной филогенетике и популяционной генетике.
Вальтер Зальцбургер, Аксель Мейер 205

Место «Перспективных монстров» в теории эволюции.
Гюнтер Тайссен 244

ВВЕДЕНИЕ

Георгий Левит

Дарвинизм – динамическая и сложная теоретическая система, состоящая из ряда тесно взаимосвязанных постулатов и многочисленных вспомогательных гипотез, которые со времен Дарвина претерпели значительную эволюцию. Настоящий сборник научных работ посвящён истории и современному состоянию эволюционной теории. Книга организована таким образом, чтобы дать читателю достаточно детальное представление о различных этапах становления дарвинизма, об альтернативных научных теориях, которым дарвинизм противостоял, и перспективах развития эволюционной теории. Поскольку главы книги представляют собой отдельные научные исследования (т.е. авторы не ставили перед собой просветительских или педагогических целей), мы кратко обрисуем общую картину эволюции дарвинизма.

Начнём с того, что определить, что такое «дарвинизм», с точки зрения истории эволюционной теории непросто. Дело в том, что «дарвинизм» в том виде, в каком он знаком большинству современных биологов, достиг своей концептуальной зрелости более чем полвека спустя после смерти автора «Происхождения видов». Именно поэтому ссылка на самого Дарвина ни в какой степени не является гарантом совместимости некоей точки зрения с дарвинизмом. Более того, значительная часть гипотез, высказанных самим Дарвином, несовместима с современным дарвинизмом. В этом отношении ситуация в биологии существенно отличается от ситуации в физике, где, скажем, цитата из А. Эйнштейна позволит однозначно определить высказывание как соответствующее «эйнштейнианизму».

Именно поэтому современный (постсинтетический) дарвинизм фактически обладает прерогативой ретроспективной классификации биологических теорий, как «дарвинистских», так и «недарвинистских». Эта прерогатива легитимируется почти совершенной логической согласованностью и эмпирической плодотворностью современной эволюционной теории, выработанной поколениями экспериментаторов и теоретиков (в том числе и философов науки).

Итак, что же всё-таки означает термин «дарвинизм» в исторической перспективе? С нашей точки зрения, становление дарвинизма можно разделить на три этапа (Reif et al. 2000):

I. *Классический дарвинизм.* Это теория самого Дарвина, в основании которой лежат идея органической эволюции как таковой, гипотеза монофилии и принцип естественного отбора в широком теоретическом контексте. Этот контекст включал в себя целый ряд дополнительных механизмов эволюции, таких как наследование приобретённых признаков, прямое воздействие окружающей среды на наследственность, половой отбор, элементы мутационизма (знаменитые дарвиновские «спорты») (Darwin 1872). Кроме того, классический дарвинизм содержал элементы концепции эволюционных «ограничителей» (constraints) по современной терминологии (см. Левит и Олссон, наст. сборник). Историки науки спорят о роли различных механизмов эволюции в дарвиновской теоретической системе. Так, например, Winther (2000) утверждает, что «Дарвин находился в логической ловушке», поскольку любое указание на важность неселекционистских механизмов адаптации с необходимостью умаляло значение естественного отбора, главного детища Дарвина. Один из самых влиятельных эволюционистов XX века, Эрнст Майр (Колчинский 2006), придерживался противоположной точки зрения. Он считал, что конфликта между различными механизмами в дарвиновской теории не было: «Для Дарвина наследование приобретенных признаков и прямое воздействие среды были совместимы с естественным отбором» (Mayr 1997). Каковы бы ни были взгляды на роль эволюционного плюрализма в наследии Дарвина, именно отношение к этому плюрализму определило дальнейший ход истории дарвинизма.

II. *Неодарвинизм vs. Стародарвинизм.* К концу XIX в. английский психолог канадского происхождения Джордж Романес (1848-1894) указал на важнейшую роль вопроса о том, «является ли естественный отбор единственной или же только основной причиной органической эволюции» (Romanes 1895, p. 1). Отвечая на этот вопрос, Романес противопоставил Дарвина, который допускал вспомогательные механизмы, и Альфреда Рассела Уоллеса вкупе с Августом Вейсманом, которые придерживались монофакторной позиции, т.е. считали, что естественный отбор является единственной причиной эволюции. Для обозначения «чистой теории естественного отбора при исключении всех дополнительных теорий» Романес ввёл термин *неодарвинизм.* Под «дополнительными теориями» он понимал неоламаркистские механизмы и теорию полового отбора. Неодарвинизму противостоял стародарвинизм, который придерживался полифакторной модели эволюции в духе

самого Дарвина. Важнейшим представителем этого направления был Эрнст Геккель. Оба стародарвинизма противостояли альтернативным теориям эволюции (неоламаркизму, мутационизму, ортогенезу, идеалистической морфологии и др.). Важно отметить, что в конце XIX – начале XX вв. не существовало резкой границы между дарвинизмом и его альтернативами, поскольку эволюционисты (в том числе и антидарвинисты), полностью отрицавшие естественный отбор, были в меньшинстве.

III. *Синтетическая теория эволюции (СТЭ) или современный синтез.* СТЭ интенсивно развивалась с начала 1930-х годов и, согласно Эрнсту Майру, в англоязычном мире полностью сформировалась к 1947 г., после чего наступил период «постсинтеза» (Mayr 1999). При этом следует учитывать, что пути и темпы развития эволюционной теории в других культурных регионах могли существенно отличаться от данного Майром «эталона». СТЭ предложила логически стройную и на практике доказавшую состоятельность теоретическую систему, которая сумела объединить разрозненные биологические дисциплины, такие как классическая и молекулярная генетика, систематика, эволюционная морфология, биология развития, палеонтология, и т.д. В рамках СТЭ «подчеркивалась роль не-селекционистских факторов эволюции, в особенности географической изоляции, случайных событий, размера популяции. Естественный отбор оказывался важным, но одним из многих факторов эволюции» (Reif et al. 2000). Учитывая все эти факторы, СТЭ оказалась в состоянии создать убедительную теорию макроэволюции, тем самым выбив почву из под ног научного антидарвинизма и прежде всего теорий направленной эволюции (ортогенеза). Иными словами, СТЭ вернулась к дарвиновской мультифакторной модели, отказавшись от селекционизма неодарвинистского толка. В то же время плюрализм СТЭ принципиально отличался от теоретического плюрализма самого Дарвина: СТЭ предложила систему «факторов эволюции», основанную на анализе достаточно богатых эмпирических данных. Несколько утрируя, можно сказать, что плюрализм Дарвина был плюрализмом неопределённости, поскольку целые блоки будущей теории существовали для него лишь в виде догадок (например, теория наследственности). Плюрализм СТЭ стал, напротив, следствием новой определённости, порождённой самим процессом синтеза различных биологических дисциплин. Таким образом, СТЭ сделала невозможным появление нео-неодарвинизма, то есть новой

монофакторной теории. При этом СТЭ содержала в себе возможность дальнейшего «расширения», в чем и состоит трансформация эволюционной теории в настоящий момент.

В предлагаемом сборнике ведущие специалисты в области истории науки и эволюционной биологии обсуждают отдельные аспекты истории и современного состояния эволюционной теории. Особое внимание уделено научному антидарвинизму и его влиянию на современные дебаты в биологии. Важное место занимает теория «расширенного синтеза», формирующаяся в настоящий момент.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Колчинский, Э. И. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006.

Mayr, E. The objects of selection // PNAS, 1997, vol. 94, p. 2091–2094.

Reif, W.-E.; Junker, T.; Hossfeld, U. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis // Theory Biosci., 2000, vol. 119, p. 41–91.

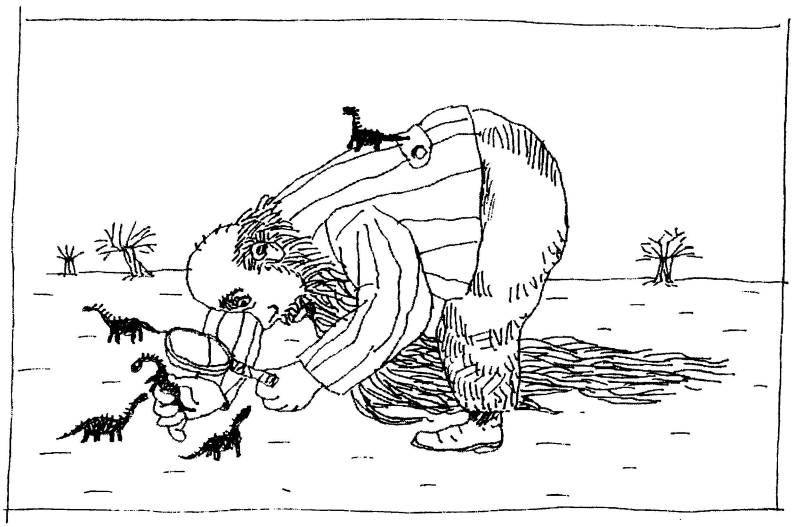
Romanes, G. J. Darwin and After Darwin: Post-Darwinian questions: Heredity and utility. Chicago, 1895.

Darwin, C. On the origin of species. 6th ed. London: John Murray, 1872.

Winther, R. G. Darwin on Variation and Heredity // Journal of the history of biology, 2000, vol. 33, p. 425–455.

Глава 1

ЧТО ТАКОЕ СОВРЕМЕННЫЙ ДАРВИНИЗМ?



ЧТО ТАКОЕ СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ?[1]

Томас Юнкер

What is the Synthetic Theory of Evolution?

Thomas Junker

Abstract

Since the 1930s there were attempts to replace the traditional name 'Darwinism' for the selectionist version of the theory of evolution by 'synthetic theory' or other names. The ensuing controversy about the accurate name for the modern theory of evolution is more than a dispute about words, but the preferences for certain names are associated with conceptual interpretations. In the article I will portray some of the proposals that were made under various historical and geographical conditions. After a discussion of the respective motives I will look into the question, why only 'synthetic theory' gained acceptance. In conclusion, I will discuss the consequences of this situation for our understanding of the history of the theory of evolution.

Резюме

Попытки заменить традиционный термин «дарвинизм» для обозначения селекционизма на термин «синтетическая теория» или другие термины осуществлялись с 30-х гг. XX века. Дебаты о правильном обозначении современной эволюционной теории – это больше чем споры о словах, поскольку терминологические предпочтения связаны с концептуальными интерпретациями. В настоящей статье я обрисую предложения, которые делались в различных исторических и географических обстоятельствах. После обсуждения соответствующих мотивов, я займусь вопросом, почему термин «синтетическая теория» получил признание. В заключение, я освещу последствия этой ситуации для нашего понимания истории теории эволюции.

ПОСТАНОВКА ВОПРОСА

Прежде чем проводить исследование теоретических альтернатив и путей «расширения» дарвинизма, нужно выяснить, что собой представляет синтетическая теория эволюции. Согласно точке зрения некоторых историков науки, современный дарвинизм,

[1] Первоначальный вариант этой статьи был опубликован в книге «В Тени Дарвинизма», Изд. Ясный день, 2003

или синтетическая теория не поддаётся чёткому определению (ср.: Burian 1988б p. 250; Smocovitis 1992, p. 62). Это мнение представляется слишком пессимистичным. Подобные оценки современной эволюционной теории являются недоразумениями. Во многом им способствовало введение в 1940-е годы в США её нового наименования – «синтетическая теория». Попытаемся выяснить, как это произошло, и почему новый термин привёл к ошибкам в интерпретации развития современной эволюционной теории.

В 1930-х годах биологи, которые занимались вопросами эволюционной теории, начали осознавать, что в ней необходимы существенные изменения. Ещё за десятилетия до этого некоторые авторы – С. С. Четвериков (Sergej S. Chetverikov) в Советском Союзе, Р. А. Фишер (Ronald A. Fisher) и Дж. Б. С. Холдейн (John B. S. Haldane) в Англии, Э. Баур (Erwin Baur) и В. Циммерман (Walter Zimmermann) в Германии и другие – интенсивно работали над проблемой взаимосвязи генетики и эволюционной теории (Junker, Hossfeld 2009, S. 172-217). При этом они поддерживали дарвиновский селекционизм и отказывались от ламаркизма и ортогенеза. Они доказывали, что феномен эволюции следует объяснять следующими факторами: а) естественный отбор является главным направляющим (приводящим к приспособлению) фактором; б) мутации и с) рекомбинации предоставляют материал для отбора; д) географическая изоляция является важной составляющей видообразования. Таким образом, новая эволюционная теория опиралась на теорию Дарвина, но отличалась от неё по некоторым важным пунктам. Например, новым являлась теория генетической изменчивости (мутации и рекомбинации), а также концепция видообразования путём географической изоляции. Близость синтетического дарвинизма (синтетической теории эволюции – СТЭ) и теории Дарвина (Darwin, 1809-1882) проявилась в том, что СТЭ также использовала дарвиновское «Происхождение Видов» как парадигму для построения своих исследовательских программ. То, что это осознавалось основателями синтетического дарвинизма, можно видеть уже в названиях их книг. Так, Ф. Добржанский (Добжанский) назвал свой главный труд «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937), Майр – «Систематика и происхождение видов» (Мауг, 1942). Более того, Добржанский до мелочей перенял структуру аргументации первой половины «Происхождения видов» Дарвина. Аналогично построена и основная работа Тимофеева-Ресовского «Генетика и эво-

люция» (Timoféeff-Ressovsky, 1939). Все эти авторы начинали с подробного анализа явления изменчивости, а затем переходили к отбору и другим эволюционным факторам (изоляция, «волны жизни»). Эта структура, начиная с дарвиновского «Происхождения видов», лежит в основе дарвинистской, в узком смысле, аргументации и отражает имманентную логику теории Дарвина.

После того как в 1920-30-е годы были предприняты первые эмпирические исследования зарождающейся новой модели дарвинизма, послужившие толчком для создания исследовательских программ и получавшие всё возрастающее одобрение, встал вопрос о наименовании сложившегося направления. Ранние дискуссии о наименовании весьма примечательны. Основатели теории подчёркивали историческую преемственность по отношению к дарвинизму. Когда, к примеру, Четвериков представлял свою программу исследований, он назвал её дарвинизмом (Chetverikov [1926] 1961, p. 169). В Великобритании Дж. Холдейн представил свои «Причины эволюции» под девизом «Дарвинизм умер – притча во языцех» („'Darwinism is dead.' – Any sermon") (Haldane, 1932). Дж. Хаксли писал в своей книге «Эволюция. Современный синтез» о «возрождении дарвинизма» (Huxley 1942, p. 26). С тех пор понятие «дарвинизм» в качестве наименования новой эволюционной теории используется как её противниками, так и сторонниками, в том числе и историками. Бернхард Ренш, к примеру, говорил о «синтетическом неодарвинизме», Эрнст Майр – о «второй дарвиновской революции», Дуглас Футуйма о «новой неодарвиновской теории» (ср., например: Schindewolf 1950, S. 405, 381; Rensch 1980, p. 284; Мауг 1991, p. 132-40; Futuyma 1986, p. 10; Gayon 1998, p. 320).

НОВОЕ НАИМЕНОВАНИЕ

Распространённое до настоящего времени наименование «дарвинизм» или «неодарвинизм» для модернизированной в 1930-х годах теории неоднократно оспаривалось. В этой связи интересны аргументы американского палеонтолога Дж. Симпсона. В своём труде «Суть эволюции» (Simpson, 1949), он писал, что новая теория эволюции отличается от дарвинизма XIX столетия, и поэтому должна иметь новое наименование:

«Синтетическая теория часто называлась неодарвиновской [...]. Однако этот термин употребляется неверно, поскольку он является двусмысленным в данном контексте. Пышно расцветающая

современная теория отличается от теории Дарвина. Она вобрала в себя материалы из большего разнообразия источников, во многом недарвиновских и частично антидарвиновских. Даже естественный отбор в этой теории имеет совсем иной смысл, хотя во многом он развился из дарвиновской концепции естественного отбора. Во-вторых, наименование «неодарвиновская» давно применялось к концепции Вейсмана, которая радикально отличается от современной теории и, конечно, не должна смешиваться с ней, имея то же название» (Simpson, 1949, p. 277).

Вскоре после Симпсона, другие авторы также пришли к выводу, что было бы проблематично обозначать одним наименованием две концепции, которые отстоят друг от друга на полвека и расходятся по ряду существенных моментов. Аргумент достоин внимания, однако прежде чем отказаться от признанного неудовлетворительным старого наименования, нужно было придумать новое, которое было бы более удачным и удобным для употребления.

В 1950-е годы, в основном в США, пропагандировалось понятие «синтетическая теория эволюции». Но наряду с ним использовались и другие – «эволюционный синтез» или «современный синтез». Оба последних понятия используются как синонимы и, как и «синтетическая теория», ведут своё начало от книги Хаксли «Эволюция. Современный синтез» (Huxley, 1942). Слова «синтез» и соответственно «синтетический» имеют в теории эволюции определённую традицию. Так, Четвериков говорил в 1926 г. о «синтетической формулировке эволюционного процесса» (Chetverikov, [1926] 1961, p. 193). Вероятно независимо от него на Западе аналогичные термины использовались Хаксли (Huxley, 1942, p. 26) и, в особенности, Симпсоном.

Предложение заменить «дарвинизм» на «синтетическую теорию» или производные от него понятия имело только частичный успех. Удалось достичь только того, что оба термина использовались попеременно или комбинированно. Это можно проиллюстрировать следующей цитатой (для наглядности я выделил эти понятия в тексте):

«Разные критики указывали на разные аспекты **синтеза** в качестве особенно уязвимых. Утверждалось, например, что (1) открытия молекулярной биологии несовместимы с **дарвинизмом** [...]; (2) новые исследования указывают на большую распространённость методов видообразования отличных от аллопатрических, которые неодарвинизм считал основными [...]; (3) новые эволю-

ционные теории, такие как пунктуализм, несовместимы с **синтетической теорией** [...]; (4) синтетическая теория, по причине её редукционистской основы, не способна объяснить роль [эмбрионального] развития в эволюции [...]; (5) даже если отказаться от редукционистского заявления о том, что ген является мишенью отбора, дарвинизм, рассматривая особь как единицу отбора, не может объяснить явление эволюции на более высоких уровнях, то есть он неспособен объяснить макроэволюцию [...]; (6) принимая «адаптационистскую программу» и отрицая стохастические процессы и ограничения отбора, в особенности, накладываемые развитием, **эволюционный синтез** даёт ошибочную картину эволюции [...]. Эти критические заявления распределяются от крайней точки зрения о том, что **дарвинизм** отрицается полностью до более осторожных версий о том, что **синтез** слишком ограничен адаптационизмом или что концепция видообразования должна быть основательно пересмотрена» (Мауг, 1988, p. 534).

В то время как Майр синонимически использует различные наименования, по крайне мере, в этом утверждении, предпочтения других авторов часто являются выражением определённой интерпретации исторических фактов. На выбор понятий существенное влияние оказала политическая обстановка. Понятие «дарвинизм» после Второй мировой войны воспринималось негативно и связывалось с биологизированной идеологией нацистского режима. Оттеснение дарвинизма как наименования для биологической теории было связано также с возраставшим распространением термина «социальный дарвинизм», имеющего негативный смысл. Насколько сильно чувствовали биологи проблему тесной связи эволюционной теории с нацистским режимом, видно из следующей цитаты. Когда Майр в мае 1954 г. первый раз после войны посетил Европу, он записал в своём дневнике:

«В Германии – теперь клерикальном государстве – антиэволюционное движение особенно сильно [...]. Как Маккарти (McCarthy) считает синонимами «либерализм» и «коммунизм», так и здесь теперь эволюция связывается с типологическим селекционизмом, а биология – с нацистским расизмом» (Путевые заметки, 1954; из личного архива Эрнста Майра).

В такой ситуации понятно стремление Симпсона избежать идеологической критики заменяя понятие «дарвинизм» на «синтетическую теорию». Даже если это и не было первоначальным мотивом, то всё равно изменение названия теории оказалось так-

тически эффективным. Иными словами, изменение названия было рациональным решением для того чтобы отделить, насколько это возможно, проблемы эволюции от нежелательных политических ассоциаций. Однако в последующие десятилетия новое название привело к размыванию концепции и к возрастающей нечёткости. Попытка обосновать модернизированную эволюционную теорию понималась в первую очередь как движение в сторону унификации, а содержательные вопросы и, в частности, теория отбора отходили на второй план.

Несомненно, что новая эволюционная теория должна была вести к унификации науки (по крайней мере биологии). В современных книгах по истории науки этот аспект особо подчёркивается, о чём можно судить даже только по их названиям. Книга Майра и Провайна «Эволюционный синтез» (Mayr, Provine, 1980) имеет подзаголовок «Перспективы унификации биологии», а Смоковайтис назвала свою книгу «Унифицируя биологию: эволюционный синтез и эволюционная биология» (Smocovitis, 1996). «Унифицированное обобщение» эволюционных проблем стало основной целью теоретиков эволюции в 1930-40-е годы. Но тогда это ещё не было самоцелью, и авторы теории отказывались, к примеру, от синтеза на основе ламаркизма или теории макромутаций.

Таким образом, возник конфликт целей – между стремлением синтезировать различные теоретические и методологические разработки и желанием модернизировать именно теорию отбора. Эти две тенденции не обязательно противоречат друг другу, но они не идентичны. В комбинированных моделях авторов синтетической теории и историков науки (синтез и селекционная теория) оказывается скрытым, что оба намерения не всегда ведут к взаимному удовлетворению. Если проанализировать основные труды авторов синтеза, то выяснится, что во вводных программных заявлениях подчёркивается синтетический характер, в то время как фактически, признание центрального значения теории отбора считалось основным критерием для анализа проблем эволюции. Главной причиной частичного скрытия целей и замены дарвинизма синтетической теорией были тактические соображения, обусловленные политическими мотивами. Другие мотивы, такие как избежание семантической неясности, подчёркивание новизны и т. д., были не столь важными.

Если представленные здесь соображения верны, значит, многие историки науки разделяют идеи, которые Симпсон охарактеризо-

вал как «синтетическая теория». В конечном счёте, для решения вопроса о том, как лучше всего охарактеризовать возникавший в 1930-х гг. вариант теории эволюции, нужно провести исторический анализ фактов. В этом отношении было бы второстепенным, как называть эту теорию. Но поскольку термины вместе с ассоциациями и сопутствующими представлениями имеют ещё и эмоциональное воздействие, и связаны с анализом других интерпретаций, то целесообразно выбрать «правильное» как психологически, так и содержательно понятие.

Отмеченная Бурианом (R. Burian), Смоковайтис и другими историками нечёткость в содержании и истории СТЭ возникла из-за того, что не всегда было чётко определено, обсуждается ли «синтетические движения», или современный дарвинизм. Историки науки должны были определиться, хотят ли они описать «синтетические теории» в 1930-50-х гг., и в этом случае они должны были бы учитывать ламаркистскую попытку синтеза раннего Ренша или сальтационистскую – Шиндевольфа (O. Schindewolf) (см. статьи Э. Колчинского и Г. Левита в наст. сборнике); или же они имеют в виду современную теорию естественного отбора, которая интегрировала различные элементы.

По моему мнению, проблема не столько в нечёткости, свойственной самим историческим процессам, сколько в недоразумении, возникшем из-за условий возникновения теории. Путаница в отношении истории и содержания СТЭ будет устранена, если отказаться от распространённой, в особенности в США, легенды создателей теории. Возникновение и распространение легенды произошло подобно росту кристалла: ядром послужило введение нового наименования, а затем она развивалась сама собой в благоприятной среде. Иными словами, современная эволюционная теория не будет вполне понята, если её синтетический характер будет поставлен на передний план. Если же напротив, рассматривать эту теорию как современный дарвинизм (селекционизм – по определению рестриктивная программа), то многие неясные моменты обретут смысл.

ВЫВОДЫ

Наименование «дарвинизм» после Второй мировой войны ассоциировалось с биологизированной идеологией нацистского режима. Сторонники СТЭ пытались отмежеваться от этой нежелатель-

ной политической ассоциации. Важной частью их стратегии стало введение нового наименования, и они перестали пользоваться понятием «дарвинизм», предпочитая ему «синтетическая теория».

В течение последующих десятилетий это изменение наименования привело к расплывчатости содержания концепции. Попытка обосновать модернизированную селекционную теорию понималась в первую очередь как синтетическое движение. Принято было считать, что поскольку теория называется синтетической, то ее основной задачей является синтез существующих биологичческих теорий. При этом упускалось из вида то, что новое наименование возникло в первую очередь на научно-политической и риторической основе.

В 1930-50-е годы имело место обширное «синтетическое» движение в эволюционной биологии, и исходя из этого, оно принимало различные формы: наряду с селекционистским имелся ламаркистский, сальтационистский и холистский синтез.

Современная эволюционная теория будет недостаточно понята, если на передний план ставить только её синтетический характер. Напротив, многие неясные детали приобретают смысл, если эту теорию рассматривать как модернизированный дарвинизм.

Наименование «синтетический дарвинизм» для появившейся в 1930-50-е годы теории предпочтительнее, чем «синтетическая теория», так как оно даёт ясное указание на исторические традиции, мировоззренческое направление и содержание теории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Burian, R. M. Challenges to the Evolutionary Synthesis // Evolutionary Biology, 1988, vol. 23, p. 247–269.

Chetverikov, S. S. On Certain Aspects of the Evolutionary Process from the Standpoint of Modern Genetics // Proceedings of the American Philosophical Society, 1961, vol. 105, p. 167–195 [оригинал статьи: Журнал экспериментальной биологии, 1926, серия А, том 2, № 1, с. 3–54].

Darwin, C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London: John Murray, 1859.

Dobzhansky, T. Genetics and the Origin of Species. New York: Columbia University Press, 1937.

Futuyma, D. J. Evolutionary Biology. 2nd ed. Sunderland (Mass.): Sinauer Associates, 1986.

Gayon, J. Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection. Trans. by Matthew Cobb. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.

Haldane, J. B. S. The Causes of Evolution. London; New York: Longmans, Green, 1932.

Hertwig, O. Zur Abwehr des ethischen, des sozialen, des politischen Darwinismus. Jena: Gustav Fischer, 1918.

Hofstadter, R. Social Darwinism in American Thought. Philadelphia: University of Pennsylvania Press, 1944.

Hoßfeld, U. Die Moderne Synthese und «Die Evolution der Organismen» // *Junker, T.; Engels, E.-M. (Hrsg.)* Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950. Berlin: Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1999, S. 189–225.

Huxley, J. Evolution. The Modern Synthesis. London: Allen & Unwin, 1942.

Junker, T. Was war die Evolutionäre Synthese? Zur Geschichte eines umstrittenen Begriffes // *Junker, T.; Engels, E.-M. (Hrsg.)* Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950. Berlin: Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1999, S. 31–78.

Junker, T., Hoßfeld, U. Die Entdeckung der Evolution – Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2009.

Mayr, E. Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist. New York: Columbia University Press, 1942 (Reprint with a New Introduction by the Author. Cambridge (Mass.); London: Harvard University Press, 1999).

Mayr, E. On the Evolutionary Synthesis and After // *Mayr, E.* Toward a New Philosophy of Biology. Cambridge (Mass.); London: Harvard University Press, 1988, p. 525–554.

Mayr, E. One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. Cambridge (Mass.): Harvard University Press, 1991.

Mayr, E., Provine, W. P. (eds.) The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology. Cambridge (Mass.); London: Harvard University Press, 1980 (Reprint with a New Preface by Ernst Mayr. Cambridge (Mass.); London: Harvard University Press, 1998).

Rensch, B. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft, 1933.

Rensch, B. Historical Development of the Present Synthetic Neo-Darwinism in Germany // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology / Eds. E. Mayr; W. P. Provine. Cambridge (Mass.); London: Harvard University Press, 1980, p. 284–302.

Schindewolf, O. H. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. Berlin: Bornträger, 1936.

Schindewolf, O. H. Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeitmessung, Organische Stammesentwicklung, Biologische Systematik. Stuttgart: Schweizerbart, 1950.

Simpson, G. G. The Meaning of Evolution. A Study of the History of Life and of its Significance for Man. New Haven: Yale University Press, 1949.

Smocovitis, V. B. Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology // Journal of the History of Biology, 1992, vol. 25, p. 1–65.

Smocovitis, V. B. Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology. Princeton: Princeton University Press, 1996.

Timoféeff-Ressovsky, N. W. Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen) // Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 1939, Bd. 76, S. 158–218.

СОВРЕМЕННАЯ ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ: РАСШИРЕННЫЙ СИНТЕЗ

Ульрих Кучера, Карл Никлас

The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis

Ulrich Kutschera, Karl J. Niklas

Abstract

In 1858, two naturalists, Charles Darwin and Alfred Russel Wallace, independently proposed natural selection as the basic mechanism responsible for the origin of new phenotypic variants and, ultimately, new species. A large body of evidence for this hypothesis was published in Darwin's Origin of Species one year later, the appearance of which provoked other leading scientists like August Weismann to adopt and amplify Darwin's perspective. Weismann's neo-Darwinian theory of evolution was further elaborated, most notably in a series of books by Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr, Julian Huxley and others. In this article we first summarize the history of life on Earth and provide recent evidence demonstrating that Darwin's dilemma (the apparent missing Precambrian record of life) has been resolved.

Next, the historical development and structure of the "modern synthesis" is described within the context of the following topics: paleobiology and rates of evolution, mass extinctions and species selection, macroevolution and punctuated equilibrium, sexual reproduction and recombination, sexual selection and altruism, endosymbiosis and eukaryotic cell evolution, evolutionary developmental biology, phenotypic plasticity, epigenetic inheritance and molecular evolution, experimental bacterial evolution, and computer simulations (in silico evolution of digital organisms). In addition, we discuss the expansion of the modern synthesis, embracing all branches of scientific disciplines. It is concluded that the basic tenets of the synthetic theory have survived, but in modified form. These sub-theories require continued elaboration, particularly in light of molecular biology, to answer openended questions concerning the mechanisms of evolution in all five kingdoms of life.

Резюме

В 1858 г. два натуралиста, Чарльз Дарвин и Альфред Рассел Уоллес, независимо друг от друга предложили естественный отбор в качестве основного механизма возникновения новых разновидностей и, в конечном итоге, новых видов. Через год Дарвин опубликовал множество доказательств своей гипотезы в «Происхождении видов», книге, появление которой побудило других ученых, в том числе, Августа Вейсмана, принять и развить взгляды Дарвина. В дальнейшем неодарвинистскую теорию эволюции Вейсмана детально разработали в серии книг Феодосий Доб-

ржанский, Эрнст Майр, Джулиан Хаксли и многие другие. В нашей статье мы вначале вкратце расскажем об истории жизни на Земле и приведем современные данные, показывающие, что дарвиновская дилемма (отсутствие ископаемых в докембрии) решена. Затем мы опишем историческое развитие и структуру «современного синтеза» в контексте следующих тем: палеобиология и скорость эволюции, массовые вымирания и видовой отбор, макроэволюция и «прерывистое равновесие», половое размножение и рекомбинация, половой отбор и альтруизм, эндосимбиоз и эволюция эукариотической клетки, эволюционная биология развития, фенотипическая пластичность, эпигенетическая наследственность и молекулярная эволюция, экспериментальная бактериальная эволюция и компьютерное моделирование (in silico evolution of digital organisms). Кроме того, мы обсудим распространение современного синтеза, рассмотрев все научные течения, и придем к выводу, что основные тезисы синтетической теории сохранились, но в современной форме. Эти субтеории требуют дальнейшей разработки, особенно в свете молекулярной биологии, поскольку вопросы о механизмах эволюции во всех пяти царствах живых существ остаются открытыми.

ВВЕДЕНИЕ

Физики и химики изучают свойства и взаимодействия таких объектов, как электроны, фотоны и атомы, которые по структуре однородны и не отличаются своими свойствами и поведением. Следовательно, данные одного эксперимента, раскрывающего свойства определенной частицы (напр., электрона или фотона), можно использовать для экстраполяции на свойства всех подобных частиц во Вселенной. Ситуация же в биологии, «науке о мире живого» как в прошлом, так и в будущем (Mayr, 1997), кардинально отличается. Исследования организмов, взятых обычно случайным образом из популяции, вскрывают их поразительную изменчивость вследствие генетических рекомбинаций и новых случайных генетических изменений. Не считая однояйцевых близнецов или клонированных особей, нет двух представителей одного вида, которые были бы генетически совершенно идентичными (даже однояйцевые близнецы могут фенотипически отличаться из-за различных условий жизни). Поскольку «биологическая изменчивость» наблюдается и у микроорганизмов, неспособных к половому размножению, «идеальные объекты или типы» в биологическом контексте коренным образом отличаются от таковых конструктов в физических науках.

Однако существуют ограничения для биологической изменчивости, которые буквально канализируют эволюцию. Действи-

тельно, нет популяции, способной породить все теоретически возможные генетические варианты, отчасти из-за того, что половая генетическая рекобинация – процесс случайный, а отчасти – из-за того, что любая конкретная популяция имеет ограниченный срок существования. Тем не менее, неслучайные процессы также влияют на эволюцию. «Борьба за существование» среди особей каждого поколения уничтожает генетические варианты, менее адаптированные к окружающей среде. Следовательно, выжившие особи передают свою генетическую информацию следующему поколению. Таким образом, эволюция является итогом случайных событий (напр., мутаций и половой рекомбинации) и естественного отбора, результаты которого по большей части далеко не случайны, а закономерны в данной среде.

«Принцип естественного отбора» (Bell, 1997), лежащий в основе эволюции, был выдвинут независимо двумя британскими натуралистами XIX века, Чарльзом Дарвином и Альфредом Расселом Уоллесом, и существенно переработан в начале XX в связи с повторным открытием законов Менделя и последующим развитием популяционной генетики. Важно отметить, что этот «современный синтез» продолжается доныне, поскольку в различных областях исследований, особенно в молекулярной биологии, появляются все новые открытия, которые дают детальное представление о точных механизмах того, как изменяются генотипы (и определяемые ими фенотипы).

Цель данной статьи состоит в том, чтобы дать обзор исторического развития эволюционной теории и ее прогресс со времен Дарвина и Уоллеса до наших дней. Очевидно, подобный обзор не может быть полным, поскольку литература, посвященная эволюционной биологии, исключительно обширна. Я намечу основные контуры истории эволюционной теории и очерчу основный круг проблем: развитие идеи эволюции и ее принятие как установленного факта, формирование и экспансия современной синтетической теории с 1950-х гг. до наших дней. Следует признать, что хотя многие основные вопросы эволюционной биологии до сих пор остаются нерешенными, никто из заслуживающих доверия ученых не отрицает самого факта эволюции. Тем не менее, не затихают дискуссии о том, как же работают механизмы эволюции.

ЧАРЛЬЗ ДАРВИН И АЛЬФРЕД РАССЕЛ УОЛЛЕС

В августе 1858 г. появились две самые известные в истории биологии публикации. В предисловии к опубликованным в одно и то же время статьям Дарвина и Уоллеса Ч. Лайель и Дж. Гукер признавали, что в них содержится «очень остроумная теория появления и сохранения разновидностей и специфических форм на нашей планете». Дарвин и Уоллес впервые представили гипотезу о возникновении видов путем естественного отбора. Эта гипотеза основывалась на пяти фундаментальных положениях: 1) все организмы дают больше потомства, чем может выжить в данных условиях; 2) внутривидовая изменчивость большинства признаков огромная; 3) конкуренция за ограниченные ресурсы приводит к борьбе за жизнь (Дарвин) или за существование (Уоллес); 4) происходит наследование полезных признаков; 5) в результате эволюции появляются новые виды.

В отличие от Уоллеса, Дарвин подкреплял свои аргументы огромным фактическим материалом, основываясь в основном на экспериментах по скрещиванию и на ископаемых находках (табл. 1). Он также приводил данные детальных наблюдений над живыми существами в естественной среде (Дарвин, 1859, 1872). Тридцать лет спустя второй открыватель естественного отбора опубликовал серию лекций под общим названием «Дарвинизм» (Уоллес, 1889), посвященных тому же предмету, что и у Дарвина, но в свете фактических данных, неизвестных Дарвину, который умер в 1882 г. Сравнительный детальный анализ публикаций Дарвина и Уоллеса показывает, что вклад Уоллеса был более значим, чем обычно принято считать; значим настолько, что заслуги «второго Дарвина» признаются выражением «механизм естественного отбора Дарвина/Уоллеса» (Dawkins, 2002; Kutschera, 2003a). Хотя Дарвина обычно считали «основным автором» эволюционной теории, Эрнст Майр (1988, 1991) указывал, что некорректно ссылаться на «дарвиновскую теорию происхождения модификаций» (слова «эволюция» не было в первоначальных статьях Дарвина и Уоллеса, вышедших в 1858 г., оно появилось в более поздних изданиях «Происхождения видов» и в «Дарвинизме» Уоллеса).

Таблица 1. Список основных утверждений дарвиновской теории, сделанных в «Происхождении видов» (Darwin, 1859, 1872)

1. Сверхъестественные действия Творца не соответствуют эмпирическим фактам природы
2. Вся жизнь развилась из одного или нескольких простых видов организмов
3. Виды эволюционировали из предшествующих разновидностей благодаря естественному отбору.
4. Появление видов постепенно и занимает много времени
5. Более высокие таксоны (отряды, семейства и т.д.) эволюционировали под воздействием тех же механизмов, которые ответственны за происхождение видов
6. Чем больше сходство между таксонами, тем родственней они друг другу в эволюционном плане и тем меньше время, которое прошло с того момента, как они отделились от последнего общего предка.
7. Вымирание – в первую очередь результат межвидовой конкуренции.
8. Геологическая летопись неполна: отсутствие переходных форм между видами и более высокими таксонами является результатом пробелов в наших нынешних знаниях

Если мы поставим знак равенства между словом «Дарвинизм» и содержанием книги «Происхождение видов», то сможем выделить пять различных постулатов:

1. Эволюция как таковая
2. Теория общего предка
3. Градуализм
4. Увеличение числа видов
5. Естественный отбор (Mayr, 1988, 1991).

Первые два утверждения обсуждаются в следующем разделе. Затем описывается развитие оригинальной теории Дарвина (см. рис. 1).

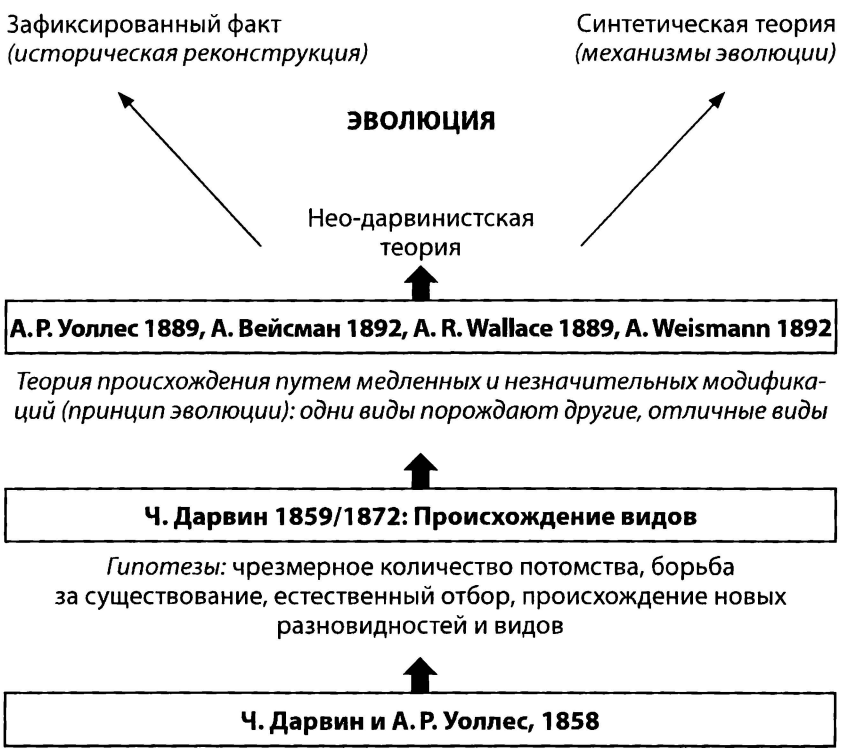


Рис. 1. *Схема, иллюстрирующая историческое развитие концепции эволюции: от гипотез Дарвина и Уоллеса (1958) через Дарвина (1859, 1872), Уоллеса (1889) и Вейсмана (1892) к синтетической теории (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942; Huxley, 1942; Simpson, 1944; Rensch, 1947; Stebbins, 1950; и др.)*

ЭВОЛЮЦИЯ КАК ТАКОВАЯ — ДОКАЗАННЫЙ ФАКТ

Концепция того, что все организмы на Земле эволюционировали от общей предковой формы благодаря генетическим и морфологическим модификациям (эволюция как таковая), не была «придумана» Дарвином или Уоллесом. Майр (1982) и другие показали, что идею эволюции организмов можно проследить вглубь истории вплоть до некоторых греческих философов (см. также Bowler, 1984; Ruse, 1996; Junker, Hoßfeld, 2001; Kutschera, 2001; Storch et al., 2001). Равным образом и гипотезы непрерывных трансформаций были

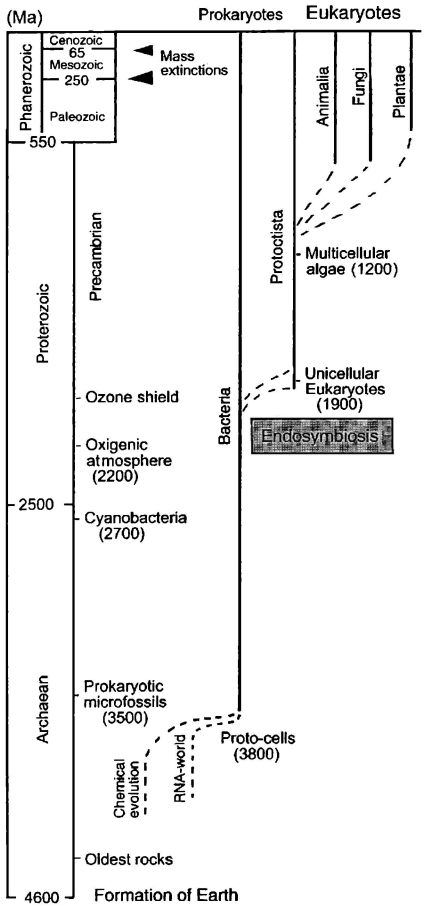


Рис. 2. *Геологическая временная шкала с ключевыми событиями в истории жизни, от образования Земли до настоящего времени. Включает все пять царств организмов (бактерии, простейшие, животные, грибы, растения). Ма – млн лет.*

предложены многими авторами XVIII и XX веков, которым Дарвин отдал должное в первой части своей книги. Однако Дарвин (1859) стал первым, кто свел в единое целое разрозненные наблюдения и тем самым превратил концепцию органической эволюции в точную научную теорию (т.е. систему гипотез, по определению Mahner и Bunge, 1997) (табл. 1).

Когда Дарвин (1859, 1872) предлагал свою теорию происхождения видов в результате незначительных и успешных модификаций (градуалистическая эволюция), доступные ископаемые находки были еще очень фрагментарными. Действительно, первые ископаемые (докембрийского периода) были практически не известны или не исследованы. Тем не менее, Дарвин (1859, 1872) заключил, что если его теория эволюции верна, должны были существовать водные существа до того, как в эволюции в кембрийский период около 550-500 млн лет тому назад появились первые организмы с твердым покровом (такие как трилобиты). Дилемма Дарвина, т.е. видимое отсутствие ископаемых

находок в докембрии, раньше была основном аргументом против принятия факта эволюции.

Этой трудности больше нет. Ученые детально изучили докембрий (см. краткий обзор: Schopf, 1999; Knoll, 2003). Теперь мы знаем, что жизнь намного древней, чем считалось во времена Дарвина. Нам также известно, что эти древние формы жизни были предками всех последующих организмов на нашей планете. Приведем некоторые доказательства в пользу этих новых представлений. Геохронология, использующая ураново-свинцовый метод для оценки возраста скал, теперь датирует возникновение солнечной системы приблизительно 4566±2 млн лет назад (Halliday, 2001). Этот приблизительный возраст разделяется на два основных «эона»: докембрий (от 4600 до 550 млн лет назад) и фанерозой (от 550 млн лет назад до наших дней). Более старый и намного более длинный период (докембрий) состоит из двух «эр», архея (от 4600 до 2500 млн лет назад) и протерозоя, который продолжался от 2500 млн лет назад до конца докембрия. Более близкий к нам и короткий фанерозой охватывает недавнюю историю Земли, которая по приблизительной оценке составляет 15% от всей истории Земли (около 550 млн лет). Фанерозой в свою очередь разделяется на три эры: палеозой, мезозой и кайнозой (Niklas, 1997; Cowen, 2000; Kutschera, 2001). Общая схема геологической шкалы времени с ведущими ископаемыми организмами представлена на рис. 2.

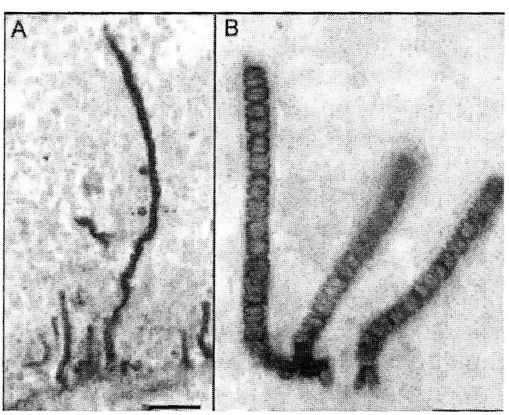


Рис. 3А, В. *Эукариотные ископаемые докембрия (красные водоросли) из Хантингтоновской формации (Канада), возраст которой составляет примерно 1200 млн лет. Популяции вертикально ориентированных Bangiomorpha pubescens, колонизирующие твердый субстрат (А), и три отдельные нитчатые многоклеточные водоросли с двудольчатым базальным креплением (hold fast) (В). Полоски: 100 мк (А), 50 мк (В) (по Butterfield, 2000)*

Основываясь на детальных химических исследованиях старейшего

из этих геологических периодов, геологи и палеонтологи установили, что жизнь впервые появилась на Земле примерно 3800 млн лет назад (после того как Землю перестали бомбардировать метеориты, см. Halliday, 2001). Старейшие строматолиты (слоистые камни, образованные сообществами микроорганизмов), содержащие фоссилизированных микробов, известны начиная со слоев возрастом 3450 млн лет (Западная Австралия, кратон Пилбара), где в куске слоистого сланца из архейского базальта нашли старейшие микроскопические нитевидные микроископаемые, морфологически близкие к современным цианобактериям. Независимые данные говорят о том, что эти прокариотические микроископаемые не являются артефактами, а представляют собой остатки первых земных микроорганизмов (Schopf, 1993, 1999; Knoll, 2003).

Исключительную древность жизни доказывают также изотропные исследования (Shen et al., 2001). Молекулярные данные, полученные путем изучения клеточных и мембранных липидов (так называемых «биомаркеров»), подтверждают, что организмы, подобные цианобактериям, обитали в древних океанах более чем 2700 млн лет назад. Эти фотоавтотрофные микроорганизмы выделяли кислород, который начал аккумулироваться в атмосфере около 2000 млн лет назад и постепенно трансформировал атмосферу Земли (Knoll, 1999). Палеонтологические и биохимические доказательства также показывают, что первые эукариотные клетки (определяемые по покрытому мембраной ядру) появились между 2000 и 1500 млн лет назад (рис. 2), хотя ключевые признаки физиологии эукариотов возникли, возможно, раньше (Knoll, 1999, 2003; Martin, Russell 2003). Появление размножающихся половым путем многоклеточных эукариот Protoctista (красные водоросли) зафиксировано достаточно детально (Butterfield, 2000). Существуют и другие древние ископаемые эукариоты, но Bangiomorpha, чей возраст составляет 1198 млн лет, остается самым древним известным многоклеточным эукариотом (рис. 3). В месте находок Bangiomorpha наблюдались другие ископаемые многоклеточные эукариоты, тогда как бентосные микробиотические маты (прокариоты), по всей видимости, отсутствовали. Эти наблюдения показывают, что появление многоклеточных водорослей около 1200 млн лет назад совпадало с изменениями в окружающей среде во время перехода от мезопротерозоя к неопротерозою и могло быть им вызвано (Butterfield, 2001).

Геккель был первым эволюционистом, предположившим, что самые древние многоклеточные были микроскопическими организмами, похожими по морфологии на эмбрионы (или личинки) взрослых животных (теория гастреи) (1874). В докембрийских отложениях, датированных 570 млн лет назад (формации Дошаньто, Китай), многоклеточные организмы сохранились как раз перед радиацией в Эдиакарии множества макроскопических «вендобионтов» (Bengston, 1998). В докембрийском слое были открыты ископаемые эмбрионы животных, у которых сохранились различные стадии деления и многоклеточные структуры с диаметром менее 250 мкм. Кроме того, там были найдены губки и талломы многоклеточных водорослей. Эти находки, сделанные в докембрийских отложениях, подтверждают, что в позднем протерозое и раннем фанерозое (кембрии) существовали не только бактерии, цианобактерии и эукариотические водоросли, но также (предполагаемые) предшественники макроскопических животных с мягкими (Эдиакарий) и твердыми покровами тела.

Этот краткий обзор показывает, что дилемма Дарвина (очевидное отсутствие свидетельств существования жизни в докембрии) разрешена, хотя следы клеточных структур в докембрийских отложениях встречаются редко и для дальнейшего объяснения «колыбели жизни» на нашей планете требуется большее количество ископаемых (Schopf, 1999; Conway, Morris, 2000; Carroll, 2001; Knoll, 2003).

Кроме неполноты ископаемых остатков, Дарвина (1859, 1872) волновало также видимое отсутствие переходных форм (промежуточных звеньев) среди ископаемых останков, что ставило под сомнение его градуалистические представления о видообразовании и эволюции. Действительно, во времена Дарвина промежуточные формы были практически неизвестны, за исключением знаменитой первоптицы Archaeopteryx, которая демонстрирует смесь рептильных и птицеподобных признаков (Futuyma, 1998; Mayr, 2001; Storch, et al., 2001). Благодаря сравнительно недавним открытиям переходных форм в эволюционной истории многих линий растений и животных (Kemp, 1999; Zhou, Zheng, 2003; Zimmer, 1998) эту дилемму также удалось разрешить. Некоторые примеры, охватывающие последние 370 млн лет эволюции позвоночных, представлены в табл. 2.

Второй постулат Дарвина (общий предок, представленный «несколькими или одной формой») проверялся во множестве молекулярных исследований, чьи данные во многом изменили наши представления, например, появилась гипотеза «Мира РНК» (Joyce 2002). Принцип общего предка подтверждается хорошо разработанным универсальным филогенетическим деревом жизни (Schopf, 1999; Pace, 2001). Судя по всему, «универсальный предок» всех земных организмов был сообществом различных прокариотических протоклеток, которые впоследствии с появлением генетического кода и внутриклеточных структур эволюционировали в настоящие прокариотические организмы (Seligmann, Amzallag, 2002; Woese, 2002; Martin, Russell, 2003). Если собрать эти различные линии доказательств воедино (см. рис. 2), то не остается сомнений, что вся жизнь на Земле возникла около 3800 млн лет назад от общего предка, как вначале и предполагал Дарвин (1-й и 2-й постулаты). Хорошо известно, что Дарвин мучился с проблемой генетических основ эволюции, поскольку не был знаком с работами Менделя. Но то, что он так и не сумел понять генетику эволюции, никоим образом не умаляет значимости множества его прозрений и того стимула, который он дал последующему развитию эволюционной мысли.

НЕОДАРВИНИЗМ

Пять теорий, которые Майр (1988, 1991) выделил из дарвиновского «Происхождения видов», сосредоточены вокруг двух различных аспектов организменной (биологической) эволюции: эволюционный прогресс как таковой и механизмы, которые привели (и продолжают приводить) к эволюционным изменениям. Хотя биологи больше не обсуждают сам факт существования эволюции, механизмы, которые приводят к трансформации и модификации видов, до сих пор во многом не изучены. Исследования этих механизмов обычно основываются на изучении популяций живых организмов (неонтологии) в противоположность историческим реконструкциям эволюции, которые базируются на изучении ископаемых (палеонтологии) (Mayr, 2002). Продолжается разработка теорий эволюции (т.е. систем гипотез, основанных на фактических данных), уточняющих детали механизмов эволюционных изменений (Mahner, Bunge, 1997).

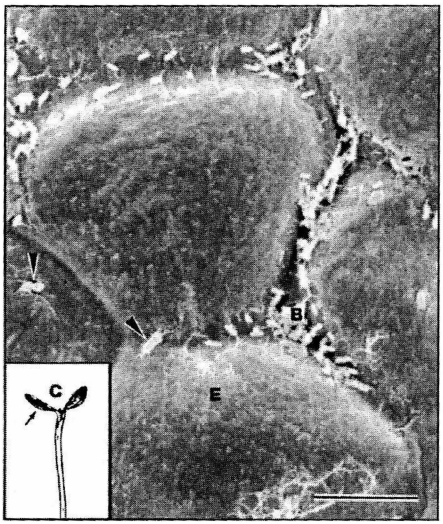


Рис. 4. *Эпифитная бактерия, связанная с культурой эпидермальных клеток семядоли подсолнечника (стрелка на врезке указывает на то, какая именно часть растения изображена на фотографии). Сканирующая электронная микрография иллюстрирует, что бактерии – вездесущие микроорганизмы, которые населяют каждую экологическую микронишу, где доступны органические субстраты. Стрелки указывают на бактерию в процессе деления. Микроснимок получен по методике, описанной Kutschera (2002). B – бактерия, C – семядоля, E – эпидермальная клетка.* Полоса – *10 мк*

По Майру (1982, 1988) и другим историкам биологии (Reif et al., 2000; Junker, Engels, 1999; Junker, Hoßfeld, 2001; Junker, 2004), развитие современной теории эволюции можно разделить на три стадии (рис. 1).

1. Дарвинизм

В историческом плане эта стадия начинается с публикации в 1859 г. книги Дарвина «Происхождение видов». В первую очередь это относится к принципу естественного отбора Дарвина-Уоллеса как основной движущей силы эволюции. С того момента, как Дарвин (1859, 1872) принял принцип Ламарка о наследовании приобретенных признаков как механизма эволюции, вполне справедливо называть этот период в эволюционной мысли периодом «Ламарка-Дарвина-Уоллеса».

2. Неодарвинизм

Эту стадию развития эволюционной теории можно проследить от немецкого зоолога/цитолога Августа Вейсмана (1892), который экспериментально опроверг «мягкую» (ламаркистскую) наследственность (soft inheritance) и постулировал, что половое воспроизводство (рекомбинация) создает в каждом поколении новую популяцию особей, отличающуюся от прежней. Естественный отбор затем воздействует на эту изменчивость и является главным источником эволюционных изменений. Следовательно, неодарвинизм

(т.е. расширенная теория Дарвина) – термин, который придумал Романес (1895) – обогатил дарвиновскую оригинальную концепцию, поскольку привлек внимание к тому, как возникает биологическая изменчивость, и исключил ламаркистскую наследственность из числа действующих механизмов эволюции. Уоллес (1889), который популяризировал термин «дарвинизм», полностью принял новые умозаключения Вейсмана и тем самым стал одним из первых сторонников неодарвинизма.

3. Синтетическая теория

Эта новая система эволюционных гипотез возникла между 1937 и 1950 гг (Майр, 1982). Синтетическая теория, в отличие от неодарвинистских концепций Вейсмана (1892) и Уоллеса (1889), включила в себя факты из таких областей, как генетика, систематика и палеонтология. Следовательно, термин «неодарвинистская теория» не следует смешивать с «синтетической теорией» (или фразой «неодарвинистского синтеза», см. Mayr, 1991; Reif et al., 2000; Junker, 2004).

Хотя современный синтез основывается прежде всего на данных, полученных на эукариотах, эволюционисты нашего времени, стремясь установить, как началась жизнь и как эволюционировал пол, обратили свое внимание на прокариот. Когда Дарвин (1859, 1872), Уоллес (1889) и Вейсман (1892) предложили свои концепции механизмов эволюционных изменений, микробиология находилась в зачаточном состоянии. Натуралисты (Дарвин, Уоллес) и цитологи (Вейсман) изучали макроскопические животные и растения. Эти организмы, как и люди, диплоидные, размножающиеся половым путем эукариотические многоклеточные организмы, каждая клетка которых содержит два набора хромосом (по одному от каждого родителя), за исключением гаплоидных гамет (у самок яйцеклетки, у самцов спермии), получающихся в процессе мейоза. После оплодотворения яйцеклеток зиготы развиваются в новые диплоидные (2n) особи (следующее поколение). Как показано на рис. 2, большинство этих сложных многоклеточных организмов начали эволюционный путь сравнительно поздно, во время кембрийского периода (550-500 млн лет назад). Подобные организмы в наше время – самые заметные формы жизни на нашей планеты, хотя прокариоты (бактерии и цианобактерии) – микроорганизмы, существующие еще с архея (3500 млн. лет назад) – все еще самые значимые (по своей суммарной биомассе) и самые

разнообразные в экологическом плане формы клеточной жизни (Whitman et al. 1998).

Однако синтетическая теория биологической эволюции основывалась почти исключительно на наблюдениях и количественных данных, полученных в отношении эукариотических, двуполых макроорганизмов. Это одна из нескольких причин, по которым мы предполагаем, что необходимо расширить теоретические рамки, чтобы туда были включены, например, морфологически примитивные (в значительной степени единообразные) микроорганизмы (рис. 4). Эти микробы размножаются бесполым способом – путем деления клетки, хотя рекомбинации (горизонтальный перенос ДНК) тоже иногда происходят.

В следующем параграфе описывается история возникновения и развития эволюционного синтеза. Читателю следует иметь в виду, что данные (и гипотезы), которые сформировали основы этого периода теоретического развития, были получены исключительно на растениях и животных, использовавшихся в качестве экспериментальных систем или объектов наблюдения.

ИДЕИ ПОСТНЕОДАРВИНИЗМА

Как показано Майром (1982, 1988), самым оригинальным (и позднее всего получившим всеобщее признание) из пяти утверждений Дарвина была теория естественного отбора. Потребовалось более 80 лет, чтобы большинство биологов приняли естественный отбор как основную движущую силу в эволюции организмов, в противовес четырем другим альтернативным и некогда очень популярным идеям:

1. Креационизм
2. Ламаркизм
3. Ортогенез
4. Трансмутационизм

Через всю книгу «Происхождение видов» Дарвина (1859, 1872) проходит мысль, что «теория творения» ложна и несовместима с наблюдаемыми данными. В последней главе своей работы, названной «Выводы и заключения», Дарвин недвусмысленно замечал, что виды не образуются и не уничтожаются путем «сверхъестественных актов творения» (Дарвин, 1872, p. 504). Да, креационизм все еще популярен в виде концепции «разумного замысла», в ко-

торой упорно отстаивается идея, что организмы «спланированы» сверхъестественной силой (Kutschera, 2003b; Pennock, 2003). Эти доводы основаны на смеси специально отобранных научных данных и суеверий, которые опровергаются рациональными рассуждениями и другими данными (Futuyma, 1995; Kutschera, 2001).

Вера Дарвина (1859, 1872; но не Уоллеса, 1889) в наследование приобретенных признаков объясняет тот факт, что концепция «мягкого наследования» (ламаркизм) была популярна до 1940 г. Работа Вейсмана (1892), который недвусмысленно опроверг прямое влияние окружающей среды на родительские половые клетки у животных, была принята не всеми, поскольку неодарвинизм оказался в тени старой идеи, предложенной Ламарком.

Третья идея, которую можно обозначить как «ортогенез» (существовало несколько конкурирующих моделей), была построена на ошибочной аналогии между филогенией и онтогенией. Ее сторонники верили в эндогенную цель эволюции, заключающуюся в стремлении ко все большему совершенству и сложности. Эволюция мыслилась как запрограммированное событие, которое с неизбежностью приводит к предопределенному конечному результату. Как и в онтогении, где зигота развивается в эмбрион и затем во взрослый организм, ортогенез постулирует, что генетический механизм с неизбежностью приводит к более «совершенным» эволюционным результатам. Поскольку «универсальный» курс на все возрастающую сложность не зафиксирован (Carroll, 2001; бактерии существуют и в наши дни, см. рис. 2 и 4), и до сих пор не найден «совершенный» организм, детерминистские концепции, такие как ортогенез, после 1940 г. больше не воспринимали всерьез (Mayr, 1988).

Четвертой альтернативной теорией эволюции, отрицающей отбор, была идея взрывных трансмутаций (макромутаций, скачков). В этой концепции, являющейся дочерней ветвью типологического мышления, доказывалось, что организмы могут превращаться в другую, возможно, сильно отличающуюся форму, всего за одно-два поколения благодаря «макромутациям». Один из самых выдающихся сторонников этой теории, генетик Рихард Гольдшмидт (1940), отмечал, что такие макромутации с большой вероятностью должны приводить к появлению «нежизнеспособных монстров», но иногда будут появляться «перспективные монстры» (hopeful monsters), т.е. фенотипы, хорошо адаптированные к новым условиям среды. Таким образом, полностью новая разновидность (или

даже род) может появиться без участия естественного отбора. От этой идеи отказались, когда стало ясно, что организмы не являются типами (как, скажем, молекулы глюкозы), и что популяция состоит из множества генетических вариаций.[1] Следовательно, единственный перспективный монстр может выжить и хорошо приспособиться к среде, но не сможет внести свой вклад в эволюцию, пока не появится другой перспективный монстр противоположного пола, с которым будет возможно оставить потомков. Хотя, как постулировалось трансмутационистами, «макромутации» наблюдаются редко, недавние исследования показали, что определенные мутации, сильно влияющие на фенотип, могли иметь важное значение для эволюции беспозвоночных (Ronshaugen et al., 2002). Однако теория «перспективных монстров» в ее оригинальном виде, предложенным Гольдшмидтом (1940) и другими, не нашла экспериментального подтверждения (Mayr, 2001). В любом случае вопрос состоит не в том, играют ли «перспективные монстры» определенную роль в органической революции, но в том, являются ли они доминирующим модусом радикальных эволюционных изменений.

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СИНТЕЗ

Вольф-Эрнст Райф и др. (Reifetal., 2000) отмечали, что «эволюционный синтез» – исторический процесс, шедший в 1930-1950-е годы. Этот долговременный интеллектуальный проект, которым занимались множество биологов в различных странах, в конце концов дал «продукт» – ряд постулатов, сформировавших ядро синтетической теории биологической эволюции.

Как считают большинство историков биологии, основные доктрины синтетической теории основываются прежде всего на содержании шести книг, написанных российско-американским натуралистом и генетиком Федором Добжанским (1900-1975), германо-американским натуралистом и систематиком Эрнстом Майром (1904-2005), британским зоологом Джулианом Хаксли (1887-1975), американским палеонтологом Джорджом Дж. Симпсоном (1902-1984), германским зоологом Бернхардом Реншем (1900-1990) и американским ботаником Дж. Ледьярдом Стеббинсом (1906-

[1] В последние годы идеи Гольдшмидта снова находят сторонников среди генетиков. См. статью Гюнтера Тайссена в настоящем сборнике – *Ред.*

2000). Шесть авторов этих книг (Добжанский, 1937; Майр, 1942; Хаксли, 1942; Симпсон, 1944; Ренш, 1947; Стеббинс, 1950) – самые известные «архитекторы» синтетической теории (см. рис. 8). При повторном детальном историографическом анализе становится ясно, что, помимо Добжанского, Майра, Хаксли, Симпсона, Ренша и Стеббинса, другие биологи тоже внесли заметный вклад в разработку синтетической теории (Reif et al. 2000; Junker, Hoßfeld 2001; Junker, 2004; см. также Завадский, 1971; Колчинский, 1983 – ред.). Однако детальное обсуждение их роли лежит далеко за границами данной статьи.

Майр (1982, 1988) детально описывал, как опровергалось большинство недарвинистских теорий эволюции между 1930 и 1950 годами – либо благодаря теоретическим доводам (популяционное мышление взамен типологического), либо благодаря наблюдениям и экспериментам. Тем не менее, ведущие эволюционисты в эти десятилетия не достигли согласия по вопросам механизмов эволюции (Fisher, 1930). Напротив, биологи разделились на два лагеря, существующие и в наши дни: генетики и авторы математических моделей, которые изучают эволюционные процессы на примере отдельных организмов в лабораториях; и натуралисты (таксономисты, палеонтологи), которые выводят свои заключения, основываясь на исследованиях популяций организмов, наблюдаемых в естественных условиях. В этом отношении редукционистский подход генетиков определяет эволюцию как «необратимые изменения в генетической структуре популяций» и концентрирует внимание на генотипическом уровне организации организмов. Напротив, натуралисты определяют эволюцию как «постепенное возникновение модификаций (в том числе разнообразия видов)» и концентрируются на фенотипе. Как и Майр (1963, 1988, 2001), мы соглашаемся с тем, что целью эволюции является весь организм, и редукционистское определение эволюции, исходящее только из генетики, видится нам слишком узким. Конечно, необратимые изменения необходимы для эволюции, но такие изменения должны фиксироваться и поддерживаться в популяции посредством естественного отбора, работающего на уровне фенотипических изменений, к которым приводят эти генетические изменения. Таким образом, в следующих разделах мы сделаем акцент на процессе фенотипической эволюции, которая является видимым итогом изменений частоты генов в больших популяциях.

Краеугольным камнем синтетической теории стала первая книга Добжанского (1937), который впоследствии изречет знаменитую фразу: «ничто в биологии не имеет смысла без учета эволюции». Когда Добжанский жил в России, он был натуралистом/таксономистом и генетиком. После эмиграции в США в 1927 г. он много лет проработал в лаборатории Т. Моргана, где совершенствовал свои знания и навыки в области экспериментальной генетики. Следует отметить тот факт, что Добжанский был «катализатором» объединения двух лагерей. Результаты консенсуса между генетиками-редукционистами и натуралистами/таксономистами детально описаны ниже.

СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ: БАЗОВЫЕ ПРИНЦИПЫ

Термины «эволюционный синтез» и «синтетическая теория» были взяты из названия книги Дж. Хаксли «Эволюция: современный синтез» (1942), в которой он также впервые ввел термин «эволюционная биология» вместо выражения «эволюционные исследования». Через несколько лет Хаксли заметил, что одним из самых больших событий в истории науки было появление эволюционной биологии как отдельной ветви биологических наук (Smocovitis, 1996; Ruse,1996; Галл, 2004). Кроме того, Хаксли был первым, кто подчеркнул, что «эволюцию можно назвать самой центральной и самой важной проблемой в биологии. В свете нападений на нее нам нужны факты и методы из всех областей науки – экологии, генетики, палеонтологии, географического распределения, эмбриологии, систематики, сравнительной анатомии – не говоря о данных других дисциплин, таких как геология, география и математика» (Huxley,1942, p. 13).

Дж. Симпсон, другой основатель синтетической теории эволюции, выразился в том же духе: «У синтетической теории нет своего Дарвина, поскольку она по природе своей является плодом трудов множества различных людей. Перечисление их неизбежно привело бы к прискорбным упущениям [...]. Теорию часто называют неодарвинизмом. [...] Этот термин, однако, вдвойне ошибочен. Теория в своем полном виде довольно отличается от дарвиновской и основывается на материале, полученном из самых разных источников, во многом недарвинистских, а отчасти и антидарвинистских. Даже естественный отбор в этой теории отчетливо от-

личается, хотя во многом развился из дарвиновской концепции естественного отбора» (Simpson, 1949, p. 277-278).

Каковы же были основные положеня, выдвинутые «архитекторами» эволюционного синтеза? Эрнст Майр предлагает следующее обобщение: «1. Градуальную эволюцию можно объяснить в терминах небольших генетических изменений ("мутаций") и рекомбинаций, а упорядочивание этих генетических вариаций – естественным отбором; 2. Наблюдаемый феномен эволюции, особенно макроэволюционные процессы и видообразование, в определенном смысле можно объяснить известными генетическими механизмами» (Mayr, Provine, 1980, p. 1). Более детальный список таков:

1. Единицей эволюции являются популяции организмов, а не типы. Такие представления приводят к биологической концепции вида, разработанной Майром (1942), который впоследствии определил биологический вид как «скрещивающееся между собой сообщество популяций, которое в репродуктивном отношении изолировано от других подобных сообществ» (Mayr, 1992; Beurton, 2002). Эту концепцию вида нельзя приложить к микроорганизмам, которые размножаются бесполым путем – делением клетки (см. рис. 4).

2. Генетическая и фенотипическая изменчивость в популяциях животных и растений возникает благодаря генетической рекомбинации ("перетасовыванию" хромосомных сегментов), получающейся вследствие полового размножения и случайных мутаций. В отличие от животных, у растений отсутствует зародышевая линия клеток. Число генетических вариаций, которые могут появиться в популяции размножающихся половым путем организмов, огромно. Возьмем, к примеру, одного родителя с числом генов, равном n, причем у каждого гена есть только два аллеля. Эта особь может образовать 2n генетически различных линий спермиев или яйцеклеток. Поскольку половое размножение требует двух родителей, число возможных генотипов их потомства равняется 4n. Таким образом, если каждый родительский генотип включает в среднем 150 генов, каждый из которых имеет два аллеля (а в человеческом генотипе генов на несколько порядков больше), каждый родитель может произвести 10^{45} генетически различных спермиев или же яйцеклеток, и одна пара родителей может дать более чем 10^{90} генетически различных потомков (чис-

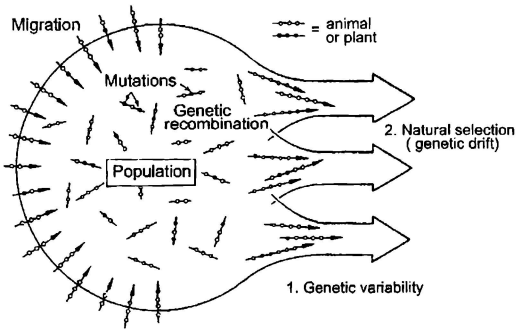


Рис. 5. *Схема, иллюстрирующая взаимодействие базовых процессов, которые вызывают фенотипическую эволюцию в различных популяциях организмов (животных и растениях) (по Stebbins, 1971).*

ло, которое очень близко к оценке всего числа частиц в наблюдаемой вселенной).

3. Естественный отбор является самой важной движущей силой, которая задает направление фенотипической эволюции. В меняющемся мире направленный отбор имеет особую важность, поскольку приводит к таким переменам в популяции, которые означают появление нового фенотипа, лучше адаптированного к изменившимся условиям среды. Кроме того, в маленькой популяции может наблюдаться значительный случайный генетический дрейф (потеря генов из генетического пула).

4. Видообразование можно определить как «ступень эволюционного процесса, на которой формы... становятся неспособными к скрещиванию между собой» (Dobzhansky 1937, p. 312). Известно множество различных изолирующих механизмов, работающих как до, так и после скрещивания. Считается, что за образование новых видов на островах и в других изолированных местообитаниях ответственна географическая изоляция базовой популяции. Возникновение многих видов животных объясняется, видимо, аллопатрическим видообразованием (дивергентной эволюцией популяций, которые географически изолированы друг от друга) (Mayr, 1942, 1963; Mayr, Diamond, 2001). Однако у многих таксонов, особенно у высших растений, насекомых, рыб и птиц, зафиксировано также симпатрическое видообразование (появление новых видов без географической изоляции) (Howard, Berlocher, 1998).

5. Эволюционные переходы в этих популяциях обычно постепенны, т.е. новые виды медленно эволюционируют из уже существовавших вариаций и сохраняют на каждой стадии свою

специфическую адаптацию. Существует несколько исключений из этого основного правила, которые будут обсуждаться ниже. Нельзя не учитывать иммиграцию особей из соседних популяций, но важность этого процесса не столь высока.

6. Макроэволюция (т.е. филогенетическое развитие выше видового уровня или появление более высоких таксонов) есть постепенный пошаговый процесс, который по существу представляет экстраполяцию микроэволюции (появления рас, вариаций и видов).

Сложно графически изобразить эти шесть пунктов, чтобы иллюстрировать основные процессы, вызывающие фенотипическую эволюцию. Стеббинс (1971) был единственным из «архитекторов», кто опубликовал модель основных тезисов синтетической теории. Модифицированная версия его классической схемы приведена на рис. 5.

Кэрролл (Carroll, 1997, 2000, 2002), Фледж (Fleagle, 2001) и Гулд (Gould, 2002) указывали, что модели и регулирующие силы эволюции гораздо более разнообразны, чем постулировали основоположники эволюционной биологии (Дарвин, Уоллес, Вейсман) и «архитекторы» синтетической теории (Добжанский, Майр, Хаксли и др.). Распространение нашей современной картины механизмов эволюции обсуждается в следующих разделах, выжимка из которых дана на рис. 8.

ПАЛЕОБИОЛОГИЯ И СКОРОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

Концепция биологического вида – интегральная часть синтетической теории – не может применяться прямо к ископаемым находкам. В любом случае, идеи, основанные на представлении о популяциях, неприменимы к систематическим исследованиям ископаемых организмов. Палеонтологи применяют морфологическую концепцию вида, которую также используют большинство систематиков современных организмов (Benton, Pearson 2001).

В 1944 г., когда была опубликована книга Симпсона «Темпы и формы эволюции», еще не появились находки из докембрийских периодов (старше 550 млн лет), и было описано лишь несколько примеров промежуточных морфологических рядов, связывающих ископаемые анценстральные формы с ответвившимися от

них. Ныне мы знаем, что первые прокариоты обитали на Земле 3,5 млрд лет назад (рис. 2). Нам также известно о множестве «пропавших звеньев», сохранившихся среди ископаемых останков позвоночных (табл. 2). Например, эволюционная история нескольких вымерших групп организмов, таких как динозавры, реконструирована на редкость детально (Sereno, 1999). Сейчас на основе этих исследований хорошо установлено, что летающие птицы эволюционировали из группы двуногих динозавров, четырехкрылых древесных рептилий, которые, возможно, умели планировать (Wellnhofer, 2002; Xu et al., 2003). Это заключение позже подтвердилось находкой, что крокодилы – самые близкие живые родственники птиц, и что эти два таксона представляют только сохранившиеся линии Archosauria (Meyer, Zardoya, 2003). Происхождение других позвоночных, представителей класса Млекопитающих, также реконструировано на основе множества собранных ископаемых, таких, как похожие на млекопитающих рептилии (синапсиды). Согласно Кемпу (Kemp, 1999), это, безусловно, лучше всего сохранившиеся ископаемые переходные звенья такого таксономического уровня (табл. 2). Представление о том, что промежуточные формы в ископаемых останках обычно отсутствуют, сильно довлело над мышлением тех, кто участвовал в создании современного синтеза. В своей книге «Изменчивость и эволюция растений» Стеббинс (Stebbins, 1950) жаловался на отсутствие ископаемых находок, которые способствовали бы пониманию филогенетического развития первых покрытосеменных. Кроме того, Дарвин (1859) называл происхождение покрытосеменных «ужаснейшей загадкой». Как бы то ни было, этот пробел в наших знаниях медленно, но верно заполняется новой информацией, даже в том, что касается семенных растений, например, благодаря открытию первых покрытосеменных Archaefructus (Sun et al., 2002), возраст которых составляет 125 млн лет. В результате этих и многих других открытий палеонтология (вначале бывшая ветвью геологии) развилась в самостоятельную дисциплину, сейчас называемую палеобиологией (Schopf, 1999; Briggs, Crowther, 1990; Benton, 1997; Benton, Harper, 1997; Carroll, 1997; Niklas, 1997; Cowen, 2000).

Табл. 3. Оценки средней продолжительности существования видов из различных ископаемых групп организмов. Эти оценки основаны на применении морфологического концепта вида.

Таксон	Продолжительность существования видов (млн лет)
Морские двухстворчатые и брюхоногие	10-14
Бентос и планктон	20-30
Морские диатомовые водоросли	25
Трилобиты (вымерли)	>1
Аммониты (вымерли)	~5
Жуки	>2
Пресноводные рыбы	3
Змеи	>2
Млекопитающие	1-2
Мшанки	>20
Высшие травы	3-4
Кустарники, деревья	27-34
Хвойные деревья, саговые	54

Данные из Stanley (1985), Niklas (1997), Levin (2000)

Еще один толчок дали исследования полиплоидии. Стеббинс посвятил два раздела наличию более чем двух геномов в клетке и рассуждениям об их роли в эволюции растений (Stebbins, 1950). Сейчас мы знаем, что около 50% из всех видов покрытосеменных растений являются полиплоидами, и что удвоенные гены (геномы) могут функционально дивергировать и таким образом приобретать новые функции. Кроме того, полиплоиды могут обладать экологическими преимуществами, которые ответственны за успех многих видов покрытосеменных (Soltis, Soltis, 2000).

Ботаники часто высказывали мнение, что симпатрическое видообразование столь же важно, как и аллопатрическое (Stebbins, 1950), но зоологи обычно игнорировали этот путь видообразования, возможно, из-за того, что делали акцент на концепцию биологических видов, предложенную Майром (1942), и на роль географической изоляции. Как бы то ни было, недавние исследования показали, что генетическая дивергенция может встречаться и встречается в симпатрических популяциях. Но зоологи, бывшие главными архитекторами современной эволюционной теории, как правило, не обращали внимания на данные исследований растений, пока не смогли увидеть доказательства этого феномена у животных.

Симпсон (Simpson, 1944) в своей классической книге признавал, что темпы эволюции сильно различаются в различных группах ископаемых организмов. Последующие количественные исследования показали, что, судя по окаменелостям, продолжительность существования вида (в морфологическом смысле) намного больше, чем считалось ранее: от 1-2 млн лет у млекопитающих до >20 млн лет у мохообразных, хвойных и некоторых морских беспозвоночных (табл. 3). Эти данные показывают, что виды, когда-то эволюционировавшие и занявшие определенную экологическую нишу, могут оставаться неизменными в течение сотен тысяч поколений. Однако хорошо известны и примеры более быстрого видообразования. У цихлид (Meyer et al., 1990, Meyer, 1993), полиплоидных покрытосеменных (Soltis, Soltis, 2000) и южно-африканских мезембриатемумов (ледяных растений, полуденник, солнечник) (Klak et al., 2004), репродуктивная изоляция, ведущая к возникновению (симпатрическим путем) новых видов, может иметь место в течение нескольких сотен (или тысяч) поколений. Как бы то ни было, у типичных морфовидов мало видимых шансов изменить свою форму на протяжении более миллиона лет (Stanley, 1979, 1985; Niklas, 1997; Kemp, 1999; Levin, 2000).

Число популяций организмов в конкретном ареале определяется по большей части темпами видообразования и вымирания: разница видна по существующему в настоящее время биоразнообразию (Niklas, 1997). Несмотря на тот факт, что способы видообразования являются ключевым вопросом эволюционной биологии, все еще идут споры вокруг «креативных процессов», приводящих

к разнообразию видов. Теории видообразования у организмов, размножающихся половым путем, подытожены в статьях Ховарда и Белочера (Howard, Berlocher 1998), Шилтузена (Schilthuizen, 2001) и Шлютера (Schluter, 2001).

МАССОВЫЕ ВЫМИРАНИЯ И ВИДОВОЙ ОТБОР

Дарвин (1859, 1872) обсуждал не только происхождение, но также вымирание и исчезновение видов. Основной причиной вымирания популяций и целых видов он считал межвидовое соревнование, вызванное ограниченностью ресурсов (табл. 1): согласно таким представлениям, за время эволюции более приспособленные, лучшие виды вытесняли менее приспособленные (Raup, 1994). За последние годы взгляды на этот вопрос изменились благодаря лучшему пониманию роли массового вымирания в эволюции, т.е. тех эпизодов в истории Земли, когда «правила естественного отбора и адаптации», по всей видимости, не работали.

Предпосылки к подобной смене парадигмы можно заметить в первой большой книге Майра (1963), появившейся в постсинтетический период, в которой он указывает на то, что вымирание следует рассматривать как один из основных значительных эволюционных феноменов. Майр обсуждал причины вымирания и выдвигал предположение, что ответственность за них могут нести новые (или недавно занесенные) болезни или изменения в биотическом окружении. Кроме того, он писал: «Скорее всего, действительные причины вымирания любых ископаемых видов всегда останутся не до конца определенными... Однако с определенностью можно сказать, что любая глобальная эпидемия вымирания всегда коррелировала с глобальными переменами в окружающей среде» (Mayr, 1963, p. 620).

Эти гипотезы, почти совершенно не подтверждавшиеся фактами в то время, когда их выдвигали (40 лет назад), тем не менее, получили значительную поддержку. Термин «массовое вымирание», предложенный Майром (1963, p. 617), но не получивший тогда дальнейшего развития, используется в тех случаях, когда многие виды вымирают за короткое время. Это может происходить по какой-то одной причине или по ряду причин; и вымершие виды включают животных и растений всех размеров, а также как морские, так и наземные формы (Benton, Harper, 1997). Хотя большинство видов вымерли во время периодов так называемого «фонового

вымирания», в последнее время периодами массовых вымираний обычно считают: поздний ордовик, поздний девон, пермский триас (П-Т), поздний триас и меловой третичный период (М-Т) – соответственно 450, 364, 250 и 65 млн лет назад (Raup, 1994; Benton, 1997; Hallam, Wignall, 1997). Два самых сильных массовых вымирания (П-Т и М-Т; см. рис. 2) заслуживают отдельного комментария.

Биологическое вымирание, которое произошло во время П-Т периода около 250 млн лет назад, представляет собой самое серьезное событие подобного порядка за последние 550 млн лет. Считается, что погибло около 70% семейств наземных позвоночных, многие древесные голосемянные и более чем 90% видов в океанах. Выдвигалось несколько причин подобной «матери всех вымираний», в том числе вулканизм, влияние кометы или астероида, кислородное голодание в океане и изменение окружающей среды (Hallam, Wignall, 1997). Сейчас известно, что в конце палеозоя (пермь) сформировался суперконтинет Пангея; это геологическое событие связано с подъемом сибирских базальтов (250 млн лет назад). Возможно, эти гигантские вулканические извержения, ограниченные временным интервалом всего в несколько сотен тысяч лет, были основной причиной катастрофы в позднепермской биосфере (Jin et al., 2000; Benton, Twitchett, 2003), поскольку доказательства в поддержку сильного удара внеземного происхождения во время вымирания П-Т довольно-таки спорны (Benton, Twitchett, 2003; см. также Jin et al., 2000).

В период К-Т произошло второе крупнейшее массовое вымирание: эта глобальная катастрофа стерла с лица Земли около 70% всех видов, самыми известными из которых являются динозавры (Sereno, 1999). Мелкие млекопитающие выжили и унаследовали освободившиеся экологические ниши, благодаря чему стали возможными подъем и адаптивная радиация линий, в итоге эволюционировавших в Homo sapiens (Benton, 1997). Палеонтологи выдвигали многочисленные гипотезы для объяснения «мистической гибели динозавров», из которых жизнеспособными остались две теории – вулканический подъем земной коры и столкновение с астероидом.

Деканские траппы в Индии – слои базальтовой лавы, лежащие в границах периода К-Т (68-64 млн лет назад). Эти каменные слои подтверждают, что глобальная вулканическая катастрофа могла произойти во время вымирания периода М-Т (и раннего П-Т) и стать его движущей силой (Benton, 1997). Согласно более популярному второму сценарию, гигантский 10-километровый астеро-

ид (или комета) столкнулся с Землей на скорости по крайней мере 10 км/с. Огромная энергия, высвободившаяся при столкновении, могла стать причиной глобальной экологической катастрофы из-за пожаров, кислотных дождей, цунами, штормов и холода с темнотой, последовавших за тепличным эффектом (Alvarez, 1997). Доказательства, подтверждающие это «вымирание по Альваресу» (Mayr, 2001), весьма убедительны и включают иридиевую аномалию, следы удара, такие как полученный при ударе кварц, и открытие подземного кратера Чиксулуб в Юкатане, Мексика (Alvarez, 1997). Какими бы ни были причины вымирания, множество различных животных пострадали во время событий К-Т периода (Benton, 1997). Влияние на наземные растения более спорно (другие идеи см. у Niklas, 1997; Wilf et al. 2003).

В конечном итоге подтвердилась «гипотеза резкой смены окружающей среды» Майра (1963). Хотя многое в эволюционной истории может быть постепенным, случайные катастрофические события прерывают ее ровный (фоновый) темп. Очевидно, что немногие «удачно выжившие» определили последующие исторические события в истории жизни.

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ И ПРЕРЫВИСТОЕ РАВНОВЕСИЕ

Дарвин (1859, 1872) ввел концепцию градуализма: более высокие таксоны (и, следовательно, новые планы строения) есть результат накопленных за долгое время эволюции малых отличий (табл. 1). Майр (1942, p. 298) заключил, что «все имеющиеся данные показывают, что возникновение более высоких категорий - процесс, который является ничем иным, как экстраполяцией видообразования. Все процессы макроэволюции и возникновения более высоких категорий можно проследить назад до внутривидовой вариабельности, даже если первые шаги таких процессов обычно очень незначительны».

Через два десятилетия тот же автор подтвердил свою точку зрения: «Защитники синтетической теории утверждают, что вся эволюция является результатом направленной естественным отбором аккумуляции мелких генетических изменений, и что эта трансвидовая эволюция есть ничто иное, как экстраполяция и усиление событий, которые происходят на уровне популяций и видов... прежде всего те же генетические факторы и факторы отбора ответственны за эволюционные изменения на видовом

и трансвидовом уровнях... ошибочно проводить различия между причинами микро- и макроэволюции» (Mayr 1963, p. 586-587). Стеббинс (1971, p. 161) пришел к тому же заключению: «...эволюция более высоких категорий идет благодаря тем же процессам, которые приводят к эволюции рас и видов».

Несмотря на консенсус среди «архитекторов» синтетической теории, вопрос. в какой степени макроэволюция является результатом микроэволюционных модификаций, все еще остается предметом дискуссий (Stanley, 1979; Erwin, 2000; Simons, 2002). В целом непрерывность между микро- и макроэволюцией зафиксирована у многих ископаемых линий, сохранившихся до наших дней. Данные, представленные в табл. 2, показывают, что ископаемые остатки позвоночных включают формы, промежуточные между рыбами и амфибиями, между амфибиями и наземными позвоночными (рептилиями), между рептилиями и млекопитающими, и между рептилиями (динозаврами-тероподами) и птицами. Очевидно, что миллионы лет назад те признаки, которые в наше время отличают эти пять классов позвоночных, еще не устоялись.

Другой поразительный пример «макроэволюционного прогресса» наблюдается среди трав (Poaceae), которые демонстрируют C3 и C4 пути фотосинтеза (Kellogg, 2000). C4 способ усвоения CO2 эволюционировал из базального C3 механизма, который остался у 90% всех существующих цветковых растений. Многочисленные промежуточные C3-C4 формы описаны в самых различных таксонах. Существуют различные доказательства эволюционной промежуточности C3-C4 растений, в том числе измерения газообмена (Sage, Monson, 1999). Изучение макроокаменелостей показывает, что первые травы (C3) появились в эоцене (около 55 млн лет назад), тогда как первые макроокаменелости C4 датируются 12,5 млн лет назад (Kellogg, 2000). Эти данные показывают, что растения C4 эволюционировали из C3 форм. Этот макроэволюционный процесс можно реконструировать и экспериментально анализировать в терминах многих промежуточных форм C3-C4 (Sage, Monson, 1999; Kellogg, 2000; Schutze et al., 2003).

Взятые вместе, эти примеры хорошо согласуются с основным принципом синтетической теории, гласящим, что существует непрерывность между небольшим изменением частот аллелей в популяциях и значительными филогенетическими изменениями, образующими новый план тела (Simons, 2002).

Однако эволюционисты признают, что существуют исключения. Один из примеров – возникновение эукариотических клеток из прокариотических предшественников посредством эндосимбиоза (см. рис. 2). Другой пример привели Роншауген и др. (Ronshaugen et al., 2002), экспериментально подтвердившие, что дивергенция шестиногих насекомых от похожих на ракообразных предков артропод с множественными конечностями (около 400 млн лет назад) могла произойти за сравнительно короткий временной период. Эти два примера нелегко свести к градуалистическим механизмам, которые рассматривают архитекторы современного синтеза, хотя макроэволюционные изменения в планах тела посредством множества мелких эволюционных шагов могут проявляться достаточно быстро, если смотреть в перспективе геологических временных шкал (Mayr, 1942, 1963; Niklas, 1997).

Теория «прерывистого равновесия» Гулда и Элдриджа (Gould, Eldredge, 1993) была впервые выдвинута как альтернатива дарвиновскому концепту градуализма. В соответствии с этой теорией, для эволюции характерны длительные периоды морфологического застоя («равновесия»), «прерываемого» эпизодами быстрых фенотипических изменений. Эта модель противоречит концепции постоянной анагенной трансформации популяций или «филогенетическому градуализму». Доказательства в ее пользу недавно обобщил Гулд (Gould, 2002). За последние десятилетия множество исследований показало, что эволюционные переходы являются постепенными, хотя скорости филогенеза могут сильно варьировать. Отсюда следует, что эволюция является как градуальным процессом, так и – временами – в той или иной степени «прерывистым» (Kellogg, 2000; Mayr, 2001; Bokma, 2002). Во всяком случае, спор между сторонниками объяснения ископаемых находок с точки зрения градуализма или же «прерывистости» больше не актуален, так как скорость эволюции может варьировать и варьирует, зачастую ощутимо (табл. 3). В действительности проблема состоит в том, является ли «быстрая» эволюция (по геологической временной шкале) доказательством отсутствия макроэволюционных модификаций генома (по репродуктивной временной шкале). Хотя споры продолжаются, доводы в пользу того, что механизмы, лежащие в основе макроэволюции, отличаются от механизмов микроэволюции, являются в лучшем случае слабыми.

ГИПОТЕЗА ВЕЙСМАНА

Август Вейсман (1834-1914) резко возражал против теории наследования приобретенных признаков, выдвинутой Жан-Батистом Ламарком (1744-1829) и принятой Дарвином (1859, 1872). Этот выдающийся зоолог и цитолог был настолько горячим сторонником естественного отбора, что по вкладу в эволюционную теорию его признают второй после Дарвина фигурой (Mayr, 1988) (см. рис. 1). В классическом эксперименте Вейсман отрубал хвосты нескольким поколениям мышей и показал, что длина хвоста у каждого поколения была такой же, как и в предшествующем поколении. Кроме того, Вейсман полностью отрицал любую разновидность ламарковской «мягкой наследственности». Он основывался на своих детальных цитологических исследованиях, которые показали, что репродуктивные клетки, дающие начало гаметам (сперматозоидам и яйцеклеткам) у животных, рано обособляются в развитии от нерепродуктивных клеток, и поэтому на них не могут влиять изменения в нерепродуктивных тканях или органах (идея зародышевой линии). Вейсман (1892) предложил термин «germplasm» или «зародышевая плазма» для половых клеток (особенно для их хромосом) и термин «сома» для неполовых клеток (и их хромосом) и, начиная с 1889 г., утверждал, что половое размножение обеспечивает изменчивость в популяции, необходимую для адаптивной эволюции.

В 1930-1940-е гг. многие другие ученые поставили эксперименты, подобные опытам Вейсмана с отрубанием хвостов у мышей, и представление о «мягкой наследственности» навсегда ушло в небытие. К этому времени получила развитие менделевская генетика, давшая надежную основу объяснению индивидуальной вариабельности в популяции, что требовалось для теории Дарвина. С 1960-х гг. молекулярная генетика продемонстрировала, что изменения в последовательности оснований в молекуле ДНК переходят в изменения в белковой структуре или механизмах регуляции развития, и что никакие изменения в белке или других клеточных компонентах, кроме как в нуклеиновых кислотах, не могут влиять на информацию, закодированную в ДНК. Тем самым фактически подтвердился постулат «жесткой наследственности» (hard inheritance), выдвинутый Вайсманом.

Термин «гипотеза Вайсмана» ныне означает предположение, что половое размножение обеспечивает изменчивость, служащую

материалом для естественного отбора (Mayr, 1982; Burt, 2000). Как бы то ни было, адаптивное значение пола (и появление полового размножения) остается предметом дальнейших дискуссий из-за высокой (50%) «адаптивной ценности» мейоза, что теоретически должно бы быть аргументом в пользу бесполого размножения (Niklas, 1997). Во время полового размножения каждый родитель вкладывает лишь 50% своего генома в потомство. Получившиеся в итоге генетические вариации, вошедшие в популяцию, могут приводить к появлению плохо адаптированных особей. Бесполое размножение, напротив, гарантирует, что новые особи будут столь же адаптированы к окружающей среде, как и их родители, поскольку каждая особь в популяции оставляет потомство, являющееся ее клоном. Так почему же двуполое размножение столь распространено?

Согласно Майру (1982), 50% «приспособительной ценности» полового размножения можно объяснить, если обратить внимание на тот факт, что окружающая среда постоянно изменяется, тогда как Никлас (Niklas, 1997) отмечал, что половое и бесполое размножение не являются взаимоисключающими, особенно у растений. Изменчивое потомство, получающееся в результате полового размножения, может включать некоторых особей, лучше приспособленных к новым условиям среды, тогда как получившиеся в результате бесполого размножения организмы остаются всегда адаптированными к прежним условиям окружающей среды. Сходным образом Гамильтон (Hamilton et al., 1990) предполагал, что генетическая изменчивость, появляющаяся в результате полового размножения, позволяет растениям и животным справляться с паразитами и болезнями. В эволюционной «гонке вооружений» патогенные организмы могут расти и адаптироваться так быстро, что они могут обманывать защиту хозяина. Недавно Райс и Чиппиндейл (Rice, Chippindale, 2001) привели доказательства в пользу того, что половое размножение дает преимущества, поскольку ускоряет фенотипическую эволюцию, позволяя полезным мутациям распространяться без того, чтобы им мешали вредные мутации в других локусах генома. Все эти идеи и эксперименты поддерживают первоначальную концепцию Вейсмана (1892), заключавшуюся в том, что половое размножение приводит к появлению потомства с высоким уровнем изменчивости и тем самым способствует адаптивной эволюции.

ПОЛОВОЙ ОТБОР И АЛЬТРУИЗМ

Автором концепции полового отбора является Дарвин (1959). В книге «Происхождение человека и половой отбор» (1871) он описал многочисленные примеры, такие как хвост петуха и гриву льва. Дарвин утверждал, что соревнование между самцами приводит к отбору тех признаков, которые повышают шанс на спаривание у соревнующихся самцов, но при этом уменьшают шансы на выживание отдельной особи. Дарвин утверждал, что «соревнование» может принимать одну из двух форм – либо физическое сражение между самцами, либо же соревнование за привлекательность для самок. Больший размер тела и мускулатуры дает преимущества в состязаниях самцов, тогда как такие признаки, как цветная окраска самца или сложное демонстративное поведение повышают их привлекательность для самок («выбор самки»). Идеи Дарвина (1871) не были приняты широким кругом ученых (Andersson, 1994), и сторонники синтетической теории (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942; Huxley, 1942) в основном игнорировали концепцию выбора самки. Исследование полового отбора получило толчок лишь в постсинтетическую эру.

Докинз (Dawkins, 2002) утверждал, что А.Р. Уоллес (а не Дарвин) первым предположил, что самцы с яркой окраской демонстрируют свое здоровье и высокие качества как полового партнера. В соответствии с этой «гипотезой полового отбора хороших генов» выбор самкой полового партнера дает эволюционное преимущество. Эта гипотеза нашла эмпирическое подтверждение. Мёллер и Алатало (Møller, Alatalo, 1999) сообщили о корреляции, хотя и незначительной, между выжившим потомством и вторичными половыми признаками самца в большом числе таксонов (птицы, амфибии, рыбы, насекомые). Кроме того, эксперименты с черными дроздами показали, что самцы с яркими клювами имеют сильную иммунную систему (Pennisi, 2003). Тем самым выбор самки может благоприятствовать общему здоровью популяции черных дроздов. Эти и другие данные совпадают с концепцией, что выбор самки влияет на признаки самцов, в том числе и на те, которые не связаны напрямую с успешным спариванием.

Модели симпатрических и аллопатрических популяций животных также показывают, что половой отбор обладает потенциалом для развития быстрой дивергенции, что может привести в свою очередь к репродуктивной изоляции (Panhuis et al., 2001). Ис-

следования исключительного разнообразия видов цихлид в трех Великих озерах Восточной Африки показали, что симпатрическое видообразование может быть основной движущей силой во время такой адаптивной радиации (Meyer, 1993; Schluter, 2001). Однако ясно, что требуется больше информации о роли полового отбора во время видообразования (Panhuis et al., 2001).

С момента публикации «Происхождения видов» (Darwin, 1859) поколения антиэволюционистов утверждали, что альтруистическое поведение (действия самоуничтожения, направленные на защиту других) несовместимо с принципом естественного отбора. Тем не менее, альтруистическое поведение, такое как родительская забота и мутуализм, наблюдали и фиксировали в царстве животных начиная от низших беспозвоночных и заканчивая млекопитающими (Krebs, Davies, 1993; Kutschera, Wirtz, 2001; Trillmich, Diesel, 2002; Clutton-Brock, 2002). Одни из наиболее заметных форм альтруизма наблюдаются у некоторых социальных насекомых, таких как муравьи, пчелы и осы, у которых есть стерильные рабочие особи.

В классической статье Уильям Гамильтон (Hamilton, 1972) задавался вопросом, «можно ли рассматривать самопожертвование стерильных муравьев как борьбу за существование или стремление оставить максимальным количество потомков?» На этот вопрос – эволюцию эусоциальности у насекомых и наличие альтруизма у рабочих особей (Holldobler, Wilson, 1990) – отвечает теория инклюзивной приспособленности или отбор сородичей (kin selection) (Hamilton, 1972). В соответствии с принципом Дарвина/Уоллеса, естественный отбор приводит к индивидуальным различиям в репродуктивном успехе (РУ), где РУ измеряется числом выжившего потомства за период онтогенеза. Гамильтон (Hamilton, 1972) расширил эту идею и распространил РУ эффект на родственников особи: термин инклюзивное приспособление (inclusive fitness) включает РУ особи вместе с РУ ее родственников, которое оценивается по степени родства (Holldobler, Wilson, 1990). Многочисленные исследования изменчивости животных видов показали, что альтруизм не противоречит эволюционной теории. Однако необходимо модифицировать и расширить наш взгляд на одиночный организм в популяции: особь больше не рассматривается как эгоистичная одиночка, но как часть целой сети связей родители-родственники. Критическое обсуждение этого вопроса читатель может найти в работах Хольдоблера и Уилсона (Holldobler,

Wilson, 1990), Кребса и Дэвиса (Krebs, Davies, 1993), Гриффина и Уэста (Griffin, West, 2002), Клаттона-Брока (Clutton-Brock, 2002), Йоста (Jost, 2003).

ЭНДОСИМБИОЗ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭУКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

Эволюции первых эукариотических клеток из предкового прокариотического состояния уделяется особое внимание (Martin et al., 2001; Martin, Borst, 2003). Это ключевое событие в истории жизни произошло около 2000-1500 млн лет назад во время раннего протерозоя (рис. 2). Для объяснения происхождения эукариот выдвигались две не исключающие друг друга гипотезы: эндосимбиоз и аутогенез. Гипотеза эндосимбиоза (называемая также теорией) рассматривает эволюцию первых эукариотических клеток как результат постоянного включения в клетку хозяина-прокарита вначале автономных, физиологически отличных прокариотических клеток. В согласии с этой концепцией, митохондрии эволюционировали из каких-то форм древних аэробных бактерий, а хлоропласты эволюционировали из каких-то форм прокариот, похожих на цианобактерии Когда эти обитатели клетки хозяина получили в ней постоянное место жительства, они продолжили функционировать и размножаться таким образом, чтобы, когда клетка хозяина делилась, получались производные сообщества клеток (Margulis, 1993). Напротив, автогенная гипотеза утверждает, что митохондрии и хлоропласты (так же как и другие эукариотические органеллы и структуры, такие как эндоплазматический ретикулум), эволюционировали вследствие селекционного давления на физиологическую специализацию внутри предковой прокариотической клетки. В согласии с этой гипотезой, мембрана клетки инвагинировала, чтобы энкапсулировать внутренние физиологически отличные части исходной клетки. За время эволюции эти отграниченные мембраной регионы стали высокоспециализированными и эволюционировали в различные органеллы, которые в наше время характерны для типичной эукариотической клетки.

Гипотезу эндосимбиоза подтверждает тот факт, что митохондрии и хлоропласты окружены двойной мембраной, воспроизводятся как прокариоты бинарным делением (рис. 4), имеют кольцевую ДНК и чувствительны к бактерицидным веществам (Martin et al., 2001). Кроме того, олигонуклеотидные последовательности

живых цианобактерий близки последовательностям современных цианобактерий, тогда как олигонуклеотидные последовательности митохондрий близки к последовательностям протеобактерий (группа пурпурных несерных бактерий) (Schopf, 1999; Pace, 2001). Доказательства автогенной гипотезы не столь убедительны (Niklas, 1997). Однако гипотезу эндосимбиоза нелегко использовать для объяснения органелл с одиночной мембраной, происхождения эндоплазматического ретикулума или появления органеллоподобных структур с одиночной мембраной в прокариотических клетках. Гипотеза эндосимбиоза не объясняет прямо происхождение ядра, которое является структурой с двойной мембраной. В этом отношении замечательно, что обе модели предполагают, что клетка хозяина, который был, предположительно, или какой-то формой анаэробных прокариот, толерантных к кислороду, или же слабым аэробным прокариотом, обладала достаточной вместимостью для эндоцитоза, то есть имела возможность инвагинировать свою внешнюю клеточную мембрану – либо для того, чтобы поглощать прокариорические клетки (по эндосимбиотической теории), либо же для того, чтобы инкапсулировать внутрь определенные физиологические области клетки хозяина (по аутогенной гипотезе). Удивительно, что внешняя клеточная мембрана современных бактерий в высшей степени жесткая и обычно не способна формировать закрытые везикулы. Однако неизвестно, было ли это характерным признаком большинства древних форм бактерий.

Эволюцию первых эукариотических клеток нельзя отделить от филогенетического развития митотического и мейотического клеточного деления (и, следовательно, эволюции полового размножения). Формат статьи мешает детально обсудить эти черты эукариотической эволюции. Хорошее обсуждение этого вопроса можно найти во множестве книг и статей (напр., Margulis, 1993; Margulis, Schwarz, 1998; Martin et al., 2001; Martin, Borst, 2003; Martin, Russell, 2003).

ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ И HOX-ГЕНЫ

Историки науки давно заметили, что одна исключительно важная дисциплина, биология развития (раньше называвшаяся эмбриологией), первоначально не вошла в эволюционный синтез, хотя

эта отрасль биологии детально обсуждалась Дарвином (1859, 1872). В своем эссе Майр (1993) описывал антиэволюционные взгляды некоторых эмбриологов синтетического периода и замечал, что «представители некоторых биологических дисциплин, например, биологии развития, резко противостояли синтезу. Они не отвергали синтез, как теперь заявляют некоторые из них, но они просто не хотели присоединяться». Однако за последние два десятилетия биология развития и эволюционная теория объединились и сформировали новую ветвь биологии, называемую эволюционной биологией развития или «эво-дево» (Evo-Devo) (Hall, 1999), которая исследует вопрос, как эволюционируют процессы индивидуального развития и как в конечном счете получаются различные планы тела у существовавших ранее и у нынешних организмах. По словам Артура (Arthur, 2002), важнейшим фактором, ответственным за синтез биологии развития и эволюционной теории, было открытие группы регуляторных генов, называемых семейством гомеозисных (Hox) генов. Эти гены кодируют ДНК-связывающие белки (факторы транскрипции), которые сильно влияют на эмбриональное развитие. Например, подавление развития брюшных конечностей у насекомых определяется функциональными изменениями в белке, называемом Ultrabithorax, который кодируется Hox-геном (Ronshaugen et al., 2002). Важно отметить, что семейство Hox-генов идентифицировано у артропод (насекомые, ракообразные, хелицеровые, мириаподы), хордовых (рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие), и имеет аналоги у растений и дрожжей. На основе сравнительного генного анализа нескольких таксонов реконструирована эволюция Hox-генных кластеров у позвоночных. Хотя общий предок мыши и человека жил около 75 млн лет назад, архитектуры их Hox-генных кластеров идентичны (Meyer, 1998). Следовательно, семейство Hox-генов – исключительно древнее и, несомненно, высококонсервативное, имеющее высокое значение для эволюции процессов и паттернов эмбриогенеза. Детальное обсуждение некоторых недавних эво-дево исследований см. в работах Meyer (1998), Hall (1999), Schierwater, DeSalle (2001), Arthur (2002), и Gilbert (2003).

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ

Естественный отбор не влияет непосредственно на генотип. Он воздействует на фенотип, который, если хорошо адаптирован к

условиям окружающей среды, воспроизводится и передает некоторые из своих генетических компонентов следующему поколению. В этом смысле фенотип можно рассматривать как тактическую экспрессию стратегии своего генотипа. Одна такая стратегия дает генотипу возможность образовывать ряд фенотипических экспрессий, каждая из которых соответствует определенным условиям окружающей среды. Действительно, у многих организмов один генотип может давать начало множеству различных фенотипических вариаций, чей вид или поведение зависит от условий среды (или по крайней мере коррелирует с ними). Эта фенотипическая изменчивость или «пластичность» (которая является мерилом нормы адаптивной реакции организма) определяет ряд местообитаний, которые может занять определенный генотип. В теории генотип, который обладает высокой фенотипической пластичностью, имеет более высокие шансы перейти в следующее поколение, при условии что «пластичность» усиливает функциональные характеристики фенотипа (Niklas, 1997; Pigliucci, 2001).

Возможно, развитие растений является более «пластичным», чем большинства животных. Хорошо известны примеры пластичности растений – различия по размеру, форме, толщине и анатомии листьев на одном дереве в зависимости от того, на солнце или в тени они расположены, а также различия по форме и анатомии подводных листьев по сравнению с надводными у многих водных растений (Bradshaw, 1965; Sultan, 2000). Объяснение столь резкой разницы в той степени, в какой растения и животные показывают фенотипическую пластичность, может заключаться в том, что индивидуальное развитие растений обычно не жестко детерминировано (т.е. особь продолжает расти без ограничений размера), метамерично (т.е. постоянно образуются органы одинакового типа) и тесно связано с внешними физическими факторами (напр., качество и интенсивность света). Кроме того, большинство растений являются неподвижными организмами, жизнь которых, как правило, начинается и заканчивается в одном и том же месте. Таким образом, отдельное растение не может покинуть свое местообитание, если условия среды становятся неблагоприятными, и какой бы ни была окружающая среда, развитие новых органов частично определяется условиями непосредственного окружения (Niklas, 1997, 2000a). Взятые вместе, эти черты растительной жизни, по видимости, будут требовать более высокой степени фенотипической пластичности, чем можно ожидать от животных,

которые способны мигрировать по отдельности в поисках подходящих или лучших мест обитания. Такой взгляд подтверждается наблюдением, что многие формы сидячих животных (напр., губки, кораллы, мшанки) обнаруживают более высокую степень фенотипической пластичности, чем животные, способные к локомоции и миграции.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Одним из главных достижений эволюционного синтеза было опровержение ламаркистской концепции наследования приобретенных признаков (Mayr, Provine, 1980). Однако недавно ламаркистские взгляды на наследственность появились вновь в контексте исследований эпигенетики – процессов развития, которые косвенно стимулируются сериями событий, не определенных прямо генетическими продуктами. Одним из примеров является увеличение глаза и мозга у эмбрионов позвоночных, управляемое гидростатически. Механизм увеличения глаза и мозга в конечном счете связан с работой генов, но конкретные причинно-следственные связи – отсутствуют. Другой пример – метилирование определенных участков генома, одна из форм генетического «слайсинга», которая играет важную роль в эмбриогенезе как растений, так и животных. Важно, что множество факторов внешней среды, например, такие как температура, могут влиять на интенсивность метаболизма ДНК. Эти и другие примеры эпигенетического феномена показывают, что последовательности нуклеотидов sensu stricto не являются единственной наследственной информацией (Kakutani, 2002). Однако эти исследования не подтверждают идею Ламарка, что морфологические изменения, приобретенные в течение жизни животного, могут переноситься через зародышевые клетки в следующее поколение. Эпигенетический феномен включает новые свойства генома и реакцию генома на условия окружающей среды – и то и другое наследуется и подвержено действию мутаций.

За первые годы постсинтетического периода открытие молекулярной структуры ДНК и публикация сравнений аминокислотных последовательностей дали толчок исследованиям молекулярной эволюционной биологии (Page, Holmes, 1998). В широком смысле эта ветвь биологии определяет «археологию» и структуру генома

существующих организмов в попытках реконструировать филогенетические связи (молекулярную систематику) (Meyer, Zardoya, 2003; Schiitze et al., 2003) и объяснить молекулярную основу адаптации и видообразования (Golding, Dean, 1998). Одним из множества открытий, сделанных благодаря молекулярной эволюционной биологии, является понимание того, что многие эволюционные инновации появились благодаря модификациям (мутациям) регуляторных генов, а не только структурных (Doebley, Lukens, 1998). Более того, дупликация генов и дивергенция функций играют особую роль в объяснении появления и дивергенции в ходе эволюции бактерий, архей и эукариот (Page, Holmes, 1998), и появлении новых функций (неофункционализм, см. Zhang, 2003). Берущая начало из 1930-х гг. идея, что дупликация генов может давать сырой материал для эволюции, получила сильную поддержку в многочисленных молекулярных исследованиях (Zhang, 2003). Молекулярная основа фенотипической эволюции стала одной из самых важных областей исследований в постсинтетическую эру. Хотя за последние два десятилетия было сделано множество открытий, многие базовые вопросы так и остались без ответа (Page, Holmes, 1998; Zhang, 2003).

Например, является ли большинство фенотипических вариаций результатом отбора или же нейтральных генетических изменений? Если следовать теории нейтральной эволюции, большинство различий между видами по ДНК (и белкам) есть результат случайного генетического дрейфа и мутаций, а не позитивного естественного отбора (Futuyma, 1998). Итоги споров между сторонниками нейтральной эволюции и отбора изложены в работе Пейджа и Холмса (Page, Holmes, 1998), где можно найти детальное рассмотрение этого вопроса. Недавние исследования генетических данных показывают, что позитивный отбор ответственен за белковую эволюцию у дрозофил и других видов (Fay et al., 2002). Эти и другие результаты во многом несовместимы с нейтральной теорией и дают доказательства наличия естественного отбора на молекулярном уровне (Bell, 1997; Kutschera, 2003a).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БАКТЕРИАЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Несмотря на свою распространенность и важную роль в биохимических циклах, бактерии (рис. 4) по большей части не при-

нимались во внимание архитекторами синтетической теории, занимавшимися проблемами эволюционных процессов у двуполых эукариотических макроорганизмов (животных и растений). В настоящее время изучение бактериальной эволюции является активно разрабатываемой областью, которая вносит обширный вклад в наше понимание эволюции в целом.

Новая область экспериментальной эволюции – работа с культурами бактерий – была проиллюстрирована в классической работе Ленски и Трависано (Lenski, Travisano, 1994), которые описали воспроизведение 12 популяций E. coli в течение 10000 поколений (1500 дней) в одном и том же окружении (в одной пробирке). Из работы следует, что спонтанные мутации были единственным источником генетической вариабельности в этих популяциях. Для имитации естественного отбора использовалась среда с минимальным содержанием глюкозы. В такой искусственной системе в результате успешного закрепления нескольких удачных мутаций изменились как размер клеток, так и соответствующее состояние организма (оцененное в сравнительном эксперименте с предковой клеткой, замороженной и оттаянной) (Elena et al., 1996). Эта экспериментальная система показывает, что в популяциях бактерий идет пунктирная эволюция в результате удачных мутаций, за которыми следует естественный отбор (выживание и воспроизведение тех разновидностей, которые лучше всего выдерживают среду с низким содержанием сахара). Впоследствии Вал и Герриш (2001) разработали интегрированную теоретическую схему для анализа подобных эволюционных экспериментов in vitro. В настоящее время такой подход используется для экспериментальных исследований эволюции штаммов размножающихся почкованием дрожжей, вирусов и самореплицирующихся молекул РНК (рибозимов) (Schuster, 2001; Joyce, 2002).

В недавней обзорной статье Елена и Ленски (Elena, Lenski, 2003) описали преимущества микроорганизмов для эволюционных экспериментов, методы оценки соответствующего состояния клеток предшествующих и проэволюционировавших бактериальных популяций и генетическую основу эволюционных адаптаций. В этом превосходном обзоре описывается положение дел в искусстве экспериментальной бактериальной эволюции, а также подчеркивается значимость исследований «цифровых организмов» *in silico*. Эта тема будет обсуждаться в следующем разделе.

КОМПЬЮТЕРНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Недавние разработки в компьютерных технологиях и математических принципах предоставили инструменты для моделирования организменной эволюции. Такой подход позволяет моделировать все возможные фенотипические вариации определенных линий или пород в органической организации (т. е. конструировать «морфопространство») и оценить каждую из этих вариаций в терминах одной или более биологических функций, которые, как считается, влияют на соответствующие состояние организма, такое как визуально видимая активность у животных или фотосинтез у растений (т. е. создать «соответствующий ландшафт» – буквальная метафора Сьюалла Райта (Sewall Wright) для адаптивной эволюции). Подобный подход используется в двух случаях: для подсчета числа видов, занявших различные регионы морфопространства, и соответственно идентифицирования фенотипических регионов, хорошо адаптированных или не поддающихся адаптации, или для модуляции «адаптивных шагов», по которым выполнение одной или большего числа биологических задач в большей степени максимализируется или оптимизируется, как морфологические трансформации модулируются компьютером. Очевидно, что такой подход полностью эвристичен в том смысле, что результаты компьютерной модуляции отражают различные допущения, используемые в конкретной работе. Тем не менее, попытки моделировать эволюцию «цифровых организмов» могут пролить свет на множество исторических тенденций, наблюдаемых в ископаемых находках, которые никаким другим образом не поддаются количественному описанию (Lenski et al., 2003).

Например, компьютерные модели использовали для симулирования начальных стадий эволюции древних сосудистых растений (трахеофитов) (Niklas, 1992, 1997, 1999, 2000a, 2000b). Эти модели включают три компонента: 1) N-dimensional домен всех математически мыслимых древних морфологий (морфопространство древних трахеофитов); 2) численная оценка способности каждой морфологии перехватывать свет, поддерживать механическую стабильность, сохранять воду, а также образовывать и рассеивать споры; 3) алгоритм, исследующий морфопространство в поисках более приспособленных вариантов (адаптивный шаг). Начиная с одной из наиболее древних растительных форм (Cooksonia,

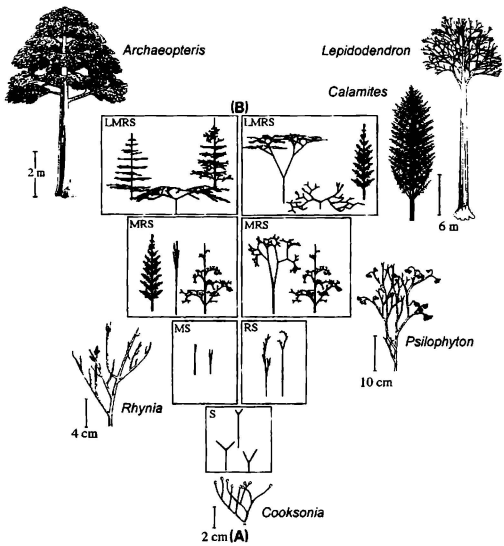


Рис. 6А, В. *Реконструкция эволюции наземных растений (трахеофитов), основанная на ископаемых находках (А):* Cooksonia, Rhynia и Psilophyton *из раннего девона (~400 млн лет назад),* Archaeopteris *из позднего девона (~350 млн лет назад),* Calamites и Lepidodendron *из позднего каменноугольного периода (~300 млн лет назад). Компьютерное моделирование эволюции первых сосудистых наземных растений (В). Виртуальные организмы были максимизированы по удерживанию влаги (S), механической стабильности (M), репродуктивной эффективности (R) и перехватыванию света (L) (стадии 1-4). Ископаемые (А) и цифровые (В) растения очень похожи. (по Niklas, 1992, 2000b)*

Early Devonian; см. рис. 6А), эволюция трахеофитов модулируется местными соседними морфологиями, которые постепенно начинают более эффективно справляться с одной или более задачами. Полученные в результате «адаптивные шаги» показывают, что ранняя эволюция трахеофитов, судя по всему, включала оптимизацию решения многих биологических задач, одновременно с максимизацией решения в индивидуальном случае одной или лишь немногих задач, и что потребность в оптимизации ускоряла темп морфологической эволюции у будущих мезозойских организмов (Mesozoic) (начиная с раннего девона до позднего каменноугольного периода; см. рис. 6А). Изображенное на рис. 6А сопоставление ископаемых растений, которые эволюционировали в течение периода 100 Ма, и «цифровых организмов» (рис. 6В) обнаруживает поразительное сходство формы и строения.

Эти модели привлекают внимание к различию между максимизацией и оптимизацией и к тому факту, что естественный отбор влияет на фенотип в целом, а не на его отдельные части (Mayr,

2001). Каждый организм должен выполнять широкий ряд биологических функций, чтобы расти, выживать и размножаться. Ни одна функция не является более важной, чем другая, поскольку фенотип функционирует как единое целое, и поскольку факторы окружающей среды, влияющие на одну или более частей фенотипа, прямо или опосредованно действуют на организм в целом. Важно отметить, что различные биологические задачи ставят разные фенотипические требования, и некоторые задачи ставят противоположные требования к структуре. Следовательно, хотя возможно максимизировать выполнение одной задачи, такая максимизация приводит к определенным затратам в плане выполнения других задач. Дополнительным следствием этого моделирования стало понимание того факта, что естественный отбор не может создать «совершенный» организм, потому что оптимизация влияет на организм так, что все его функции выполняются в достаточной степени, но не совершенно в плане выполнения каждой отдельной задачи. Одним из результатов оптимизации

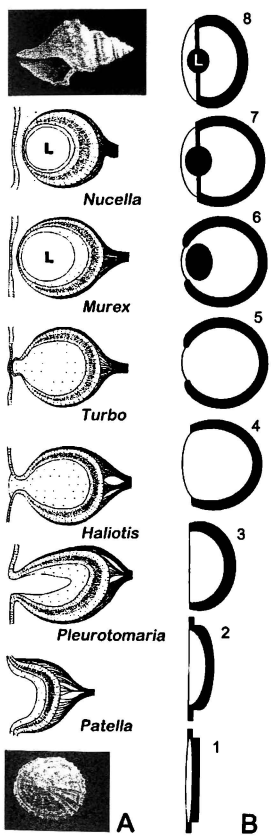


Рис. 7. *Реконструкция эволюции сложных хрусталиковых глаз у гастропод (брюхоногих моллюсков) в сравнении с анатомией глаза существующих в настоящее время видов (A): глазная чашечка (Patella), глубокий глаз (Pleurotomaria), булавочный глаз (Haliotis), закрытый глаз (Turbo), хрусталиковые глаза (Murex, Nucella). Показаны раковины двух видов (Patella, сидячий моллюск, питающийся водорослями; Nucella, подвижный хищник). Смоделированная на компьютере последовательность эволюции простой глазной ямки (B). Первоначальная стадия (1): плоский участок светочувствительных клеток, расположенных посередине светопроницаемого защитного слоя и подлежащего слоя темного пигмента. Заключительная стадия (8): хрусталиковый глаз с камерой, геометрия того типа, которую обнаруживают у водных животных (брюхоногие моллюски, головоногие, рыбы)*

(A: по Salvini-Plawen, Mayr, 1977; B: по Nilsson, Pelger, 1994).

является то, что число фенотипов, способных оптимизировать выполнение своих задач, больше, чем число фенотипов, способных максимизировать выполнение всех других задач. Таким образом, результатом оптимизации становится более богатый спектр фенотипических возможностей.

В своей книге «Возникновение видов» Дарвин писал: «Если бы было возможно продемонстрировать, что существует какой-либо сложный орган, который не мог сформироваться путем многочисленных, успешных, легких модификаций, моя теория оказалась бы совершенно несостоятельной» (Darwin, 1859, p. 189). В данном контексте совершенно очевидно, что Дарвин думал об эволюции глаза, поскольку он также писал: «то, что глаз, со всеми своими неподражаемыми приспособлениями для фокусировки на различные расстояния, для приспособления к различной освещенности и для коррекции сферической и хроматической аберрации мог сформироваться путем естественного отбора, кажется – легко в этом сознаюсь – в высшей степени абсурдным» (Ibid, p. 189). Дарвин был хорошо осведомлен о многих трудностях, связанных с точным и детальным объяснением эволюции глаза. Более того, даже в наши дни креационисты доказывают, что такое объяснение невозможно, потому что глаз не может быть результатом естественного отбора. Такое неправильное представление вырастает из двух ошибок, сделанных защитниками эволюции: во-первых, из-за предположения, что эволюцию глаза приходится объяснять, определяя «глаз» чисто типологически, и, во-вторых, из-за приписывания реальному процессу эволюции глаза «случайного» характера. Если исключить два этих неверных предположения, эволюцию «глаза» легко объяснить как результат сложного, но полностью понятного взаимодействия между естественной изменчивостью и отбором.

То, что «глаз» нельзя определить типологически, становится тут же очевидным, как только мы примем во внимание множественные эволюционные возникновения этого органа в широком смысле, т.е. фасеточный глаз насекомых, фоторецептор простейших, хрусталиковый глаз позвоночных. (Oakley, 2003). Ошибочность типологических определений в данном случае вытекает из факта, что «глаз» является выдающимся примером конвергентной эволюции, и поэтому его легче всего определить через его функцию. Если использовать широкое функциональное определение, «глаз» эволюционировал у самых разных линий животных

(напр., Protista, Porifera, Ctenophora, Cnidaria, Platyhelminthes, Annelida, Mollusca, Onychophora, Arthropoda, Echino-dermata, Tunicata и Vertebrata) (Salvini-Plawen, Mayr, 1977; Futuyma, 1998; Oakley, 2003).

Если обратиться к естественной изменчивости внутри каждой клады и к «случайной» (непредсказуемой) природе естественного отбора (Endler, 1986; Grant, Grant, 2002), детальные анатомические и морфологические сравнения среди отдельных особей одной популяции показывают, что эта вариабельность может быть значительной, даже среди позвоночных видов. Такая естественная вариабельность, являющаяся наследственной, позволяет естественному отбору быть действенным по каждой из трех основных функций «глаза» по отдельным направлениям: (1) определение света/тени, (2) определение направления падающего света (ориентация) и (3) создание образа. Подобным образом можно реконструировать частичные или полные последовательности в эволюции «совершенного глаза» (напр., от простых светочувствительных эпителиальных клеток к таким высокодифференцированным двояковыпуклым глазам, как те, что обнаруживаются у Gastropoda, Cephalopoda, Insecta, или же у Vertebrata), поскольку все различные эволюционные стадии легко обнаруживаются у ныне существующих представителей этих линий, и поскольку некоторые из них представлены в ископаемых находках (Salvini-Plawen, Mayr, 1977). Например, эволюция сложных хрусталиковых глаз у водных брюхоногих изображена на рис. 7A.

Компьютерное моделирование также показывает, что даже по пессимистической оценке время, которое требовалось для достаточного числа наследственных вариаций, приводящих к образованию путем естественного отбора хорошо функционирующих глаз, составляет порядка 300000 поколений (Nilsson, Pelger, 1994). Такие компьютерные модели (рис. 7B) демонстрируют, что быстрая в геологическом плане эволюция хрусталика с математически идеальным распределением преломляющего индекса в определенной степени возможна, поскольку белки, используемые для создания хрусталика, уже присутствуют у предковых форм. Затем естественный отбор может работать на мелких случайных фенотипических вариациях, распределение преломляющего индекса можно исследовать математически. Таким образом, эти исследования (рис. 7A, B) подтверждают тот факт, что эволюционные нововведения могут получаться в результате «интенсификации функции» существо-

вавшей ранее структуры. Следует заметить, что второй процесс, называемый «изменением функции» (Mayr, 1963), зафиксирован в ископаемых находках (табл. 2) и дает начало новым органам, таким как крылья птиц (Wellnhofer, 2002; Xu et al., 2003).

Рис. 8. *Схема, иллюстрирующая развитие синтетической теории биологической эволюции путем интеграции десяти дополнительных научных дисциплин. Список неполон, поскольку расширенный синтез – открытая система, состоящая из многих субтеорий, работающих с различными аспектами эволюционного процесса*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основным достижением современного синтеза (т.е. унификации биологии в период с 1930 по 1950 гг.) стало достижение широкого консенсуса по механизмам, которые обеспечивают эволюционные изменения. Эта общая теория, которая выросла из неодарвинизма,

явилась главным успехом в науках о жизни (рис. 1). И ее ярким наследием стало то, что можно назвать постсинтезом, продолжающим расширять и конкретизировать наше понимание эволюции благодаря безустанным исследованиям, которые ведутся практически в каждой области науки, от палеобиологии/геологии до естественной истории и клеточной/молекулярной биологии (рис. 8). Несомненно, «эволюция» эволюционной теории остается в наши дни столь же животрепещущим и здоровым явлением, как и ранее.

Следует отметить, что эволюционная биология более не является чисто академической дисциплиной. Сейчас это неотъемлемая часть прикладных наук. Булл и Вичман (Bull, Wichman, 2001) обобщили многие социально значимые примеры, в которых эволюционные принципы и методы использовались для решения практических проблем, таких как создание новых лекарств, промышленные ферменты, развитие компьютерных программ, или же управление бактериальной устойчивостью к известным антибиотикам.

Печально, что усилия и достижения тех, кто исследует богатый материал эволюционной биологии, продолжают подвергаться сомнению со стороны защитников «теории разумного замысла» (ID – intelligent design) или же каких-либо иных вариантов креационизма (Kutschera, 2003b; Pennock, 2003). Этот вызов рациональному и научному мышлению – остающийся нечувствительным к огромному количеству доказательств в поддержку эволюционной биологии – в наши дни столь же упорен и разрушителен, как было и во времена Дарвина. Нам не хотелось бы вдаваться в деликатную и относительно слабую связь между религиозной верой и научными исследованиями. Однако мы хотим привлечь внимание к тому факту, что вызов, брошенный креационизмом, серьезен, поскольку он подвергает опасности наше будущее как вида, считая добродетелью отвергать науку и ее философскую базу (методологический натурализм) на всех уровнях и по всем дисциплинам. Таким образом, по существу, тем самым отрицаются те блага, которые наука принесла человечеству. Ученые стараются не вступать в публичные дебаты на тему «креационизм против науки», многие из которых сейчас происходят скорее в объединениях местного значения, чем на влиятельных публичных форумах (Pennock, 2003; Gilbert, 2003; Scott, Branch, 2003). Подобная сдержанность может повлечь за собой серьёзные последствия. С нашей точки зрения, эволюционные биологи – а на самом деле все ученые – должны

дать общественности знания о науке в целом и о теории эволюции в частности. Мы не можем позволить себе скромничать по поводу того, что мы изучили. На нас лежит ответственность за защиту научного мышления и за образование людей, не являющихся профессиональными учеными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ*

Галл, Я. М., Джулиан Хаксли, СПб.: Наука, 2004

Завадский, К. М., Синтетическая теория эволюции и диалектический материализм // Филосовские проблемы эволюционной теории (материалы к симпозиуму) Ч. II. М., Наука, 1971, с. 4-30.

Колчинский, Э. И. (ред.-сост.), Развитие эволюционной теории в СССР (1917-1970 гг.) Л.: Наука, 1983.

Ahlberg, P. E.; Clack, J. A.; Luksevics, E. Rapid braincase evolution between Panderichthys and the earliest tetrapods // Nature, 1996, vol. 381, p. 61–64.

Alvarez, W. 'T. rex' and the crater of doom. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1997.

Andersson, M. Sexual selection. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1994.

Arthur, W. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology // Nature, 2002, vol. 415, p. 757–764.

Bell, G. Selection: the mechanism of evolution. New York: Chapman and Hall, 1997.

Bengston, S. Animal embryos in deep time // Nature, 1998, vol. 391, p. 529–530.

Benton, M. J. Vertebrate palaeontology (2nd ed.). London: Chapman and Hall, 1997.

Benton, M. J.; Harper, D. A. T. Basic palaeontology. Essex: Addison Wesley Longman, 1997.

Benton, M. J.; Pearson, P. N. Speciation in the fossil record // Trends Ecol. Evol., 2001, vol. 16, p. 405–411.

Benton, M. J.; Twitchett, R. J. How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event // Trends Ecol. Evol., 2003, vol. 18, p. 358–365.

Beurton, P. J. Ernst Mayr through time on the biological species concept: a conceptual analysis // Theory Biosci., 2002, vol. 121, p. 81–98.

*Русскоязычные источники добавлены редакцией.

Bokma, F. Detection of punctuated equilibrium from molecular phylogenies // J. Evol. Biol., 2002, vol. 15, p. 1048–1055.

Bowler, P. J. Evolution: the history of an idea. Berkeley, Calif.: University of California Press, 1984.

Bradshaw, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants // Adv. Genet., 1965, vol. 13, p. 115–155.

Briggs, D. E. G.; Crowther, P. R. (eds.) Palaeobiology: a synthesis. Oxford: Blackwell Science, 1990.

Bull, J. J.; Wichman, H. A. Applied evolution // Annu. Rev. Ecol. Syst., 2001, vol. 32, p. 183–217.

Burt, A. Perspective: sex, recombination and the efficacy of selection: was Weismann right? // Evolution, 2000, vol. 54, p. 337–351.

Butterfield, N. J. 'Bangiomorpha pubescens' n. gen., n. sp: implications for the evolution of sex, multicellularity and the Mesoproterozoic/ Neoproterozoic radiation of eukaryotes // Paleobiology, 2000, vol. 26, p. 386–404.

Butterfield, N. J. Paleobiology of the late Mesoproterozoic (ca. 1200 Ma) Huntington Formation, Somerset Island, arctic Canada // Precambrian Res., 2001, vol. 111, p. 235–256.

Carroll, R. L. Patterns and processes of vertebrate evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.

Carroll, R. L. Towards a new evolutionary synthesis // Trends Ecol. Evol., 2000, vol. 15, p. 27–32.

Carroll, R. L. Evolution of the capacity to evolve // J. Evol. Biol., 2002, vol. 15, p. 911–921.

Carroll, S. B. Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity // Nature, 2001, vol. 409, p. 1102–1109.

Clack, J. A. An early tetrapod from Romer's Gap // Nature, 2002, vol. 418, p. 72–76.

Clutton-Brock, T. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates // Science, 2002, vol. 296, p. 69–72.

Conway Morris, S. The Cambrian "explosion": slow-fuse or megatonnage? // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2000, vol. 97, p. 4426–4429.

Cowen, R. History of life. 3rd ed. Oxford: Blackwell Science, 2000.

Darwin, C. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray, 1859.

Darwin, C. The descent of man, and selection in relation to sex. London: John Murray, 1871.

Darwin, C. On the origin of species. 6th ed. London: John Murray, 1872.

Darwin, C.; Wallace, A. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection // J. Proc. Linn. Soc. Lond., 1858, vol. 3, p. 45–63.

Dawkins, R. The reading of the Darwin-Wallace papers commemorated – in the Royal Academy of Arts // Linnean, 2002, vol. 18, p. 17–24.

Dobzhansky, T. Genetics and the origin of species. New York: Columbia University Press, 1937.

Doebley, J.; Lukens, L. Transcriptional regulators and the evolution of plant form // Plant Cell, 1998, vol. 10, p. 1075–1082.

Domning, D. P. The earliest known fully quadrupedal sirenian // Nature, 2001, vol. 413, p. 625–627.

Elena, S. F.; Lenski, R. E. Evolution experiments with microorganisms: the dynamics and genetic bases of adaptation // Nat. Rev. Genet., 2003, vol. 4, p. 457–469.

Elena, S. F., Cooper, V. S., Lenski, R. E. Punctuated evolution caused by selection of rare beneficial mutations // Science, 1996, vol. 272, p. 1802–1804.

Endler, J. A. Natural selection in the wild. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1986.

Erwin, D. H. Macroevolution is more than repeated rounds of microevolution // Evol. Dev., 2000, vol. 2, p. 78–84.

Fay, J. C., Wyckoff, G. J., Wu, C.-I. Testing the neutral theory of molecular evolution with genomic data from Drosophila // Nature, 2002, vol. 415, p. 1024–1026.

Fisher, R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.

Fleagle, J. G. The unfused synthesis // Evol. Anthropol., 2001, vol. 10, p. 191.

Futuyma, D. J. Science on trial: the case for evolution. Sunderland, Mass.: Sinauer, 1995.

Futuyma, D. J. Evolutionary biology. 3rd ed. Sunderland, Mass.: Sinauer, 1998.

Gilbert, S. F. Opening Darwin's black box: teaching evolution through developmental genetics // Nat. Rev. Genet., 2003, vol. 4, p. 735–741.

Golding, G. B., Dean, A. M. The structural basis of molecular adaptation // Mol. Biol. Evol., 1998, vol. 15, p. 355–369.

Goldschmidt, R. The material basis of evolution. New Haven, Conn.: Yale University Press, 1940.

Gould, S. J. The structure of evolutionary theory. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 2002.

Gould S. J.; Eldredge, N. Punctuated equilibrium comes of age // Nature, 1993, vol. 366, p. 223–227.

Grant, P. R.; Grant, B. R. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches // Science, 2002, vol. 296, p. 707–711.

Griffin A. S.; West, S. A. Kin selection: fact and fiction // Trends Ecol. Evol., 2002, vol. 17, p. 15–21.

Haeckel, E. The gastraea theory, the phylogenetic classification of the animal kingdom and the homology of hegerm-lamellae // Q. J. Microsc. Soc., 1874, vol. 14, p. 142–165.

Hall, B. K. Evolutionary developmental biology. Dordrecht: Kluwer Academic, 1999.

Hallam, A.; Wignall, P. B. Mass extinctions and their aftermath. Oxford: Oxford University Press, 1997.

Halliday, A. N. In the beginning // Nature, 2001, vol. 409, p. 144–145.

Hamilton, W. D. Altruism and related phenomena, mainly in social insects // Ann. Rev. Ecol. Syst., 1972, vol. 3, p. 193–232.

Hamilton, W. D.; Axelrod, R.; Tanese, R. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites: a review // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1990, vol. 87, p. 3566–3573.

Holldobler, B.; Wilson, E. O. The ants. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1990.

Howard, D. J.; Berlocher, S. H. (eds.) Endless forms: species and speciation. New York: Oxford University Press, 1998.

Huxley, J. S. Evolution: the modern synthesis. London: Allen and Unwin, 1942.

Jin, Y. G.; Wang, Y.; Wang, W.; Shang, Q. H.; Cao, C. Q.; Erwin, D. H. Pattern of marine mass extinction near the Permian-Triassic boundary in South China // Science, 2000, vol. 289, p. 432–436.

Jost, J. On the notion of fitness, or: the selfish ancestor // Theory Biosci., 2003, vol. 121, p. 331–350.

Joyce, G. F. The antiquity of RNA-based evolution // Nature, 2002, vol. 418, p. 214–221.

Junker, T. Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950. Marburg, Germany: Basilisken, 2004.

Junker, T.; Engels, E.-M. (eds.) Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beitrage zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950. Berlin: Verlag für Wissenschaft und Bildung, 1999.

Junker, T.; Hoßfeld, U. Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionare Theorie und ihre Geschichte. Darmstadt, Germany: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2001.

Kakutani, T. Epi-alleles in plants: inheritance of epigenetic information over generations // Plant Cell Physiol., 2002, vol. 43, p. 1106–1111.

Kellogg, E. A. The grasses: a case study in macroevolution // Ann. Rev. Ecol. Syst., 2000, vol. 31, p. 217–238.

Kemp, T. S. Fossils and evolution. Oxford: Oxford University Press, 1999.

Klak, C.; Reeves, G.; Hedderson, T. Unmatched tempo of evolution in Southern African semi-desert ice plants // Nature, 2004, vol. 427, p. 63–65.

Knoll, A. H. A new molecular window on early life // Science, 1999, vol. 285, p. 1025–1026.

Knoll, A. H. Life on a young planet: the first three billion years of evolution on earth. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003.

Krebs, J. R.; Davies, N. B. An introduction to behavioural ecology (3rd ed.). Oxford: Blackwell Science, 1993.

Kutschera, U. Evolutionsbiologie. Eine allgemeine Einführung. Berlin: Parey, 2001.

Kutschera, U. Bacterial colonization of sunflower cotyledons during seed germination // J. Appl. Bot., 2002, vol. 76, p. 96–98.

Kutschera, U. A comparative analysis of the Darwin-Wallace papers and the development of the concept of natural selection // Theory Biosci., 2003a, vol. 122, p. 343–359.

Kutschera, U. Designer scientific literature // Nature, 2003b, vol. 423, p. 116.

Kutschera, U.; Wirtz, P. The evolution of parental care in freshwater leeches // Theory Biosci., 2001, vol. 120, p. 115–137.

Lee, M. S. Y. Correlated progression and the origin of turtles // Nature, 1996, vol. 379, p. 812–815.

Lenski, R. E.; Travisano, M. Dynamics of adaptation and diversification: a 10 000-generation experiment with bacterial populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1994, vol. 91, p. 6808–6814.

Lenski, R. E.; Ofria, C.; Pennock, R. T.; Adami, C. The evolutionary origin of complex features // Nature, 2003, vol. 423, p. 139–144.

Levin, D. A. The origin, expansion, and demise of plant species. Oxford: Oxford University Press, 2000.

Mahner, M.; Bunge, M. Foundations of biophilosophy. Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 1997.

Margulis, L. Symbiosis in cell evolution: microbial communities in the Archean and Proterozoic eons (2nd ed.). New York: W. H. Freeman, 1993.

Margulis, L.; Schwartz, K. V. Five kingdoms: an illustrated guide to the phyla of life on Earth (3rd ed.). New York: W. H. Freeman, 1998.

Martin, W.; Borst, P. Secondary loss of chloroplasts in trypanosomes // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2003, vol. 100, p. 765–767.

Martin, W.; Russell, M. J. On the origins of cells: a hypothesis for the evolutionary transitions from abiotic geochemistry to chemoautotrophic prokaryotes, and from prokaryotes to nucle¬ated cells // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B., 2003, vol. 358, p. 59–85.

Martin, W.; Hoffmeister, M.; Rotte, C.; Henze, K. An overview of endosymbiotic models for the origins of eukaryotes, their ATP-producing organelles (mitochondria and hydrogenosomes), and their heterotrophic lifestyle // Biol. Chem., 2001, vol. 382, p. 1521–1539.

Mayr, E. Systematics and the origin of species. New York: Columbia University Press, 1942.

Mayr, E. Animal species and evolution. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1963.

Mayr, E. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1982.

Mayr, E. Toward a new philosophy of biology: observations of an evolutionist. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1988.

Mayr, E. One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1991.

Mayr, E. A local flora and the biological species concept // Am. J. Bot., 1992, vol. 79, p. 222–238.

Mayr, E. What was the evolutionary synthesis? // Trends. Ecol. Evol., 1993, vol. 8, p. 31–34.

Mayr, E. This is biology: the science of the living world. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1997.

Mayr, E. What evolution is. New York: Basic Books, 2001.

Mayr, E. Die Autonomie der Biologie // Naturwiss. Rundschau, 2002, Bd. 55, S. 23–29.

Mayr, E.; Diamond, J. The birds of northern Melanesia. New York: Oxford University Press, 2001.

Mayr, E.; Provine, W. (eds.) The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1980.

Meyer, A. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African cichlid fishes // Trends Ecol. Evol., 1993, vol. 8, p. 279–284.

Meyer, A. Hox gene variation and evolution // Nature, 1998, vol. 391, p. 225–228.

Meyer, A.; Zardoya, R. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates // Ann. Rev. Ecol. Syst., 2003, vol. 34, p. 311–338.

Meyer, A.; Kocher, T. D.; Basasibwaki, P.; Wilson, A. C. Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences // Nature, 1990, vol. 347, p. 550–553.

Møller, A. P.; Alatalo, R. V. Good-genes effects in sexual selection // Proc. R. Soc. Lond. B, 1999, vol. 266, p. 85–91.

Motani, R.; Minoura, N.; Ando, T. Ichthyosaurian relationships illuminated by new primitive skeletons from Japan // Nature, 1998, vol. 393, p. 255–257.

Niklas, K. J. Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function. Chicago: University of Chicago Press, 1992.

Niklas, K. J. The evolutionary biology of plants. Chicago: University of Chicago Press, 1997.

Niklas, K. J. Evolutionary walks through a land plant morphospace // J. Exp. Bot., 1999, vol. 50, p. 39–52.

Niklas, K. J. The evolution of plant body plants: a biome chanical perspective // Ann. Bot., 2000a, vol. 85, p. 411–438.

Niklas, K. J. Modeling fossil plant form-function relation¬ships: a critique // *Erwin D. H.; Wing, S. L.* (eds.) Deep time: paleobiology's perspective. Kans.: Paleontological Society, 2000b, p. 289–304.

Nilsson, D.-E.; Pelger, S. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve // Proc. R. Soc. Lond. B, 1994, vol. 256, p. 53–58.

Oakley, T. H. The eye as a replicating and diverging, modular developmental unit // Trends Ecol. Evol., 2003, vol. 18, p. 623–627.

Pace, N. R. The universal nature of biochemistry // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2001, vol. 98, p. 805–808.

Page, R. D. M.; Holmes, E. C. Molecular evolution: a phylogenetic approach. Oxford: Blackwell Science, 1998.

Panhuis, T.; Butlin, R.; Zuk, M.; Tregenza, T. Sexual selection and speciation // Trends Ecol. Evol., 2001, vol. 16, p. 364–371.

Pennisi, E. Colourful males flaunt their health // Science, 2003, vol. 300, p. 29–30.

Pennock, R. T. Creationism and intelligent design // Annu. Rev. Genom. Hum. Genet., 2003, vol. 4, p. 143–163.

Pigliucci, M. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press, 2001.

Raup, D. M. The role of extinction in evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1994, vol. 91, p. 6758–6763.

Reif, W.-E.; Junker, T.; Hoßfeld, U. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis // Theory Biosci., 2000, vol. 119, p. 41–91.

Rensch, B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart, Germany: Enke, 1947.

Rice, W. R.; Chippindale, A. K. Sexual recombination and the power of natural selection // Science, 2001, vol. 294, p. 555–559.

Romanes, G. J. Darwin and after Darwin. Vol. 2. Chicago: Open Court, 1895.

Ronshaugen, M.; McGinnis, N.; McGinnis, W. Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan // Nature, 2002, vol. 415, p. 914–917.

Rubidge, B. S.; Sidor, C. A. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids // Annu. Rev. Ecol. Syst., 2001, vol. 32, p. 449–480.

Ruse, M. Monad to man: the concept of progress in evolutionary biology. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1996.

Sage, R. F.; Monson, R. K. (eds.) C4 plant biology. London: Academic Press, 1999.

Salvini-Plawen, L. V.; Mayr, E. On the evolution of photoreceptors and eyes // Evol. Biol., 1977, vol. 10, p. 207–263.

Schierwater, B.; DeSalle, R. Current problems with the zootype and the early evolution of Hox genes // J. Exp. Zool., 2001, vol. 291, p. 169–174.

Schilthuizen, M. Frogs, flies and dandelions: the making of species. Oxford: Oxford University Press, 2001.

Schluter, D. The ecology of adaptive radiation. Oxford: Oxford University Press, 2001.

Schopf, J. W. Microfossils of the Early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life // Science, 1993, vol. 260, p. 640–646.

Schopf, J. W. Cradle of life: the discovery of Earth's earliest fossils. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1999.

Schuster, P. Evolution in silico and in vitro: the RNA model // Biol. Chem., 2001, vol. 382, p. 1301–1314.

Schütze, P.; Freitag, H.; Weising, K. An integrated molecular and morphological study of the subfamily Suaedoideae Ulbr. (Chenopodiaceae) // Plant Syst. Evol., 2003, vol. 239, p. 257–286.

Scott, E. C.; Branch, G. Evolution: what's wrong with 'teaching the controversy' // Trends Ecol. Evol., 2003, vol. 18, p. 499–502.

Seligmann, H.; Amzallag, G. N. Chemical interactions between amino acid and RNA: multiplicity of levels of specificity explains origin of the genetic code // Naturwissenschaften, 2002, Bd. 89, S. 542–551.

Sereno, P. C. The evolution of dinosaurs // Science, 1999, vol. 284, p. 2137–2147.

Shen, Y.; Buick, R.; Canfield, D. E. Isotopic evidence for microbial sulphate reduction in the early Archean era // Nature, 2001, vol. 410, p. 77–81.

Simons, A. M. The continuity of microevolution and macroevolution // J. Evol. Biol., 2002, vol. 15, p. 688–701.

Simpson, G. G. Tempo and mode in evolution. New York: Columbia University Press, 1944.

Simpson, G. G. The meaning of evolution: a study of the history of life and of its significance for man. New Haven, Conn.: Yale University Press, 1949.

Smocovitis, V. B. Unifying biology: the evolutionary synthesis and evolutionary biology. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1996.

Soltis, P. S.; Soltis, D. E. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2000, vol. 97, p. 7051–7057.

Stanley, S. M. Macroevolution: pattern and process. San Francisco: W. H. Freeman, 1979.

Stanley, S. M. Rates of evolution // Paleobiology, 1985, vol. 11, p. 13–26.

Stebbins, G. L. Variation and evolution in plants. New York: Columbia University Press, 1950.

Stebbins, G. L. Process of organic evolution (2nd ed.). Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, 1971.

Storch, V.; Welsch, U.; Wink, M. Evolutionsbiologie. Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 2001.

Sultan, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history // Trends Plant Sci., 2000, vol. 5, p. 537–542.

Sun, G.; Ji, Q.; Dilcher, D. L.; Zheng, S.; Nixon, K. C.; Wang, X. Archaefructaceae, a new basal angiosperm family // Science, 2002, vol. 296, p. 899–904.

Tchernov, E.; Rieppel, O.; Zaher, H.; Polcyn, M. J.; Jacobs, L. L. A fossil snake with limbs // Science, 2000, vol. 287, p. 2010–2012.

Thewissen, J. G. M.; Williams, E. M. The early radiation of Cetacea (mammalia): evolutionary pattern and developmental correlations // Annu. Rev. Ecol. Syst., 2002, vol. 33, p. 73–90.

Trillmich, F.; Diesel, R. Parental care // Bateson, P. P. G.; Alleva, E. (eds.) Encyclopedia of biology. New York: Academic Press, 2002, p. 313–325.

Wahl, L. M.; Gerrish, P. J. The probability that beneficial mutations are lost in populations with periodic bottlenecks // Evolution, 2001, vol. 55, p. 2606–2610

Глава 2

АЛЬТЕРНАТИВЫ ДАРВИНИЗМУ В ИСТОРИЧЕСКОЙ ПЕРСПЕКТИВЕ

«ЭВОЛЮЦИЯ НА РЕЛЬСАХ»: механизмы и уровни ортогенеза[1]

Георгий Левит, Леннарт Олссон

Университет Королевского Колледжа и Йенский Университет

„Evolution on Rails": Mechanisms and Levels of Orthogenesis

Georgy S. Levit, Lennart Olsson

Abstract

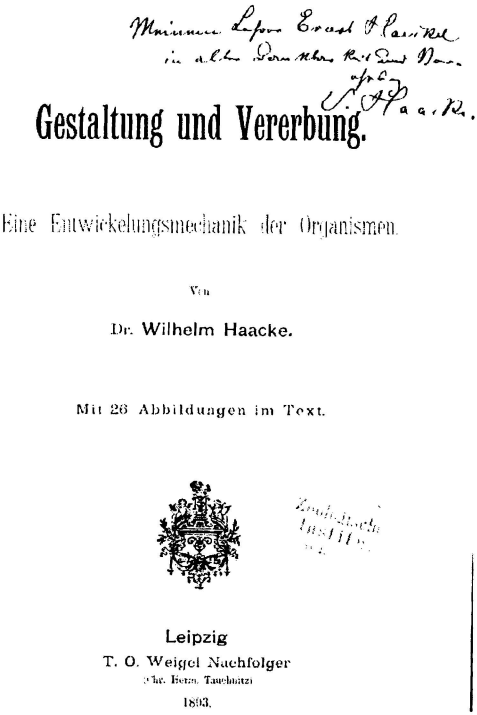
Coined in 1893 by the German zoologist Wilhelm Haacke, the concept of orthogenesis became quite influential in the life sciences of the first half of the 20th century and in certain countries even after the WWII. Yet the triumphal procession of the Evolutionary Synthesis in the 1960-70s in the majority of science-making countries and in the majority of biology related disciplines ultimately pushed the concept of orthogenesis into the shadow of the dominating paradigm. We survey the history of the directed evolution concept with a major objective to give a historically founded definition of orthogenesis and to describe possible structural levels and mechanisms of orthogenesis.

Резюме

Идея ортогенеза, введенная в обиход в 1883 г. немецким зоологом Вильгельмом Хааке, довольно сильно повлияла на научную жизнь в первой половине XX века. В некоторых странах ее влияние продолжалось до Второй Мировой войны. Однако победный марш синтетической теории эволюции в 1960-1970-е гг. в большинстве стран с сильными научными традициями в эволюционной биологии и в большинстве биологических дисциплин неумолимо отодвинул идею ортогенеза в тень доминирующей парадигмы. Данная статья является кратким обзором истории концепций направленной эволюции. Мы также даем исторический обзор становления понятия ортогенеза и описываем возможные структурные уровни и механизмы ортогенеза. В нашем обзоре говорится о представителях различных стран, но особое внимание уделяется немецкоязычным странам, где ортогенез традиционно был силен и существовал после Второй мировой.

---

[1] Метафора «Эволюция на рельсах» впервые была использована в устном сообщении, сделанном И. Ю. Поповым и Г. С. Левитом на ISHPSSB 2005 конференции в г. Гвелф (Канада).



Gestaltung und Vererbung.

Eine Entwickelungsmechanik der Organismen.

Von

Dr. Wilhelm Haacke.

Mit 26 Abbildungen im Text.

Leipzig
T. O. Weigel Nachfolger
(Chr. Ern. Tauchnitz)
1893.

Рис. 1. *Титульный лист «ортогенетической» книги Хааке «Организация и наследование), подписанная автором и подаренная Эрнсту Геккелю. Хааке написал: «Meinem Lehrer Ernst Haeckel in alter Dankbarkeit und Verehrung.» (моему учителю Эрнсту Геккелю с благодарностью и почтением).*

В широком смысле слова «ортогенез» (от греч. ortho – прямой) – это идея имманентно направленной биологической эволюции. В этом смысле пионером концепции можно считать Жана-Батиста Ламарка (1744-1829), сформулировавшего понятие о «лестнице существ». Однако на самом деле идея ортогенеза в специфическом смысле появилась намного позднее, как противопоставление дарвиновскому отбору, который основывался на представлении о стохастической природе изменчивости. Сторонники ортогенеза, напротив, утверждали: изменчивость ограничена; живые организмы предрасположены изменяться в определенном направлении; ограничительные (рестриктивные) факторы определяют кардинальные изменения в эволюции (Завадский, 1973; Сутт, 1977). Так как сторонники направленной эволюции были явными противниками дарвинизма, термин «ортогенез», или аналогичные термины, изначально вводились с целью размежевания с теорией естественного отбора.

Для объяснения направленности эволюции выдвигались различные гипотезы, так что ортогенез не является теоретическим монолитом. В предлагаемой вниманию читателя статье мы даем краткий обзор истории ортогенеза и знакомим с различными механизмами, которые выдвигаются для объяснения направленной эволюции. Наша цель – не описать всю историю ортогенеза, но показать возможные структурные уровни и механизмы ортогенеза. В наш обзор включены ученые различных стран, но особенное внимание уделено Германии, поскольку ортогенез возник в Германии и оказывал влияние на ее научный ландшафт как до современного эволюционного синтеза (1930-1950), так и после него.

РОЖДЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ ОРТОГЕНЕЗА

Термин «ортогенез» ввел в употребление немецкий зоолог Вильгельм Хааке (1855-1912) в своей программной книге «Организация и наследственность» («Gestaltung und Vererbung») (Haacke, 1893) [Рис. 1]. О самом Хааке известно немного. Он родился в Кленце (Вендланд, Германия), изучал зоологию в Йене и написал докторскую диссертацию (1878) под руководством Эрнста Геккеля (Jahn 1998, S. 839). После недолгой работы ассистентом в г. Киле он уехал в Новую Зеландию (1881), в 1882-1884 гг. занимал должность директора Публичной библиотеки, музея и Художественной галереи в Южной Австралии в Аделаиде, где открыл яйца ехидны. После возвращения в Германию Хааке пять лет был директором Зоологического сада во Франкфурте-на-Майне и параллельно писал свою вторую диссертацию на степень доцента (Habilitation), которую защитил в Техническом колледже (Technische Hochschule) в Дармштадте. Он переехал в Дармштадт, чтобы иметь больше времени для научной работы[1] и стать профессором зоологии[2]. Но профессором Хааке не стал и несколько лет был независимым ученым и школьным преподавателем. В начале своей карьеры Хааке поддерживал тесный контакт со своим учителем Геккелем. В архиве дома Эрнста Геккеля в Йене, Германия, хранится около 30 писем от Хааке к Геккелю (Hossfeld and Breidbach, 2005). В них

[1] Архив Дома Эрнста Геккеля [Ernst-Haeckel-Haus] (EHH): письмо K. Priemel к V. Franz (February 3, 1944).

[2] Archive of the Ernst-Haeckel-Haus: Letter from E. Haeckel to W. Breitenbach [45], October 11, 1895.

мы находим, например, детальные описания исследований Хааке в Австралии. Однако Геккель немедленно изменил свое мнение, когда Хааке опубликовал «Организацию и наследственность» (1893), а двумя годами спустя «Создание человека и его идеалы» («Die Schöpfung des Menschen und seiner Ideale») (Haacke, 1895), где пытался примирить науку и религию. В этот период Геккель писал своему ближайшему другу Вильгельму Брейтенбаху (1865-1937): «В последние 2 года д-р В. Хааке делал просто немыслимые вещи [...] Я прервал с ним все связи, поскольку он крайне расстроил меня в Йене и своими халтурно написанными книгами [...]. Большинство людей, которые знают его хорошо, считают его человеком талантливым, но безответственным авантюристом от науки. Другие же думают, что его ослепила мания величия»[1]. В противовес уничтожительной характеристике Геккеля, франкфуртские коллеги Хааке описывали основателя ортогенеза в довольно позитивных тонах, хотя и как «одиночку» и «замкнутого человека»[2].

Хааке, в свою очередь, заклеймил мировоззрение Геккеля как «старомодную ересь»[3] и (что, возможно, было особенно болезненно для Геккеля) выбрал неодарвинизм Августа Вейсмана (1834-1914) основным объектом своей критики. Хааке, проводивший эксперименты на мышах, пришел к схеме наследственности, довольно похожей на схему Грегора Менделя (1822-1914) (Haacke., 1895b), хотя он и экспериментировал с ограниченным числом особей и его окончательные результаты отличались от результатов Менделя (Hoppe., 1998, S. 414).

---

[1] Ibid.: Полная цитата на немецком: "Dr. W. Haacke macht seit zwei Jahren die unglaublichsten Sachen u. wandelt jetzt (seit dem Fruhjahr) in den Bahnen Hamanns'. Ich habe allen Verkehr mit ihm abgebrochen, da er mir in Jena u. durch seine liederlich hingeschmierten Bücher den größten Verdruß bereitete. [...] Die Meisten, die ihn naher kennen, halten ihn für einen talentvollen, aber leichtsinnigen wissenschaftlichen Hochstapler. Andere meinen, dass er von Größenwahn geblendet sei."

[2] Письмо от K. Priemel к V. Franz (3 февраля, 1944).

[3] Ibid.: Геккель цитировал (в письме к Breitenbach) оскорбительные слова Хааке в адрес «Йенского дарвинизма», высказанные в одной из его лекций для студентов.

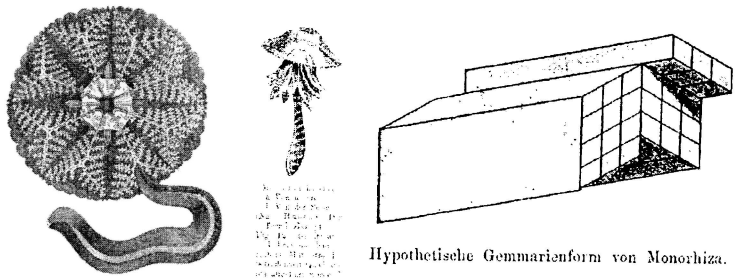


Рис. 2. *Сделанная Хааке реконструкция гипотетичной формы Геммарии для Monorhiza haeckelii.*

Хааке был убежден, что его спор с Вейсманом имеет фундаментальную природу. В книге «Организация и наследственность» он в первых же предложениях обвиняет Вайсмана в использовании преформистской методологии. В качестве представителей преформизма Хааке, кроме Вейсмана, упоминает также мутациониста Гуго де Фриза и виталиста Вильгельма Ру (1850-1924). Первостепенной задачей Хааке было опровержение преформизма и доказательство наследования приобретенных признаков, по Ламарку, «механической необходимостью» эволюционных изменений как единственно логически непротиворечивого объяснения механизма эволюции (Haacke, 1893, S. I). Он выдвинул предположение, что существуют два принципиально различных типа наследственности: соматогенетическая наследственность, которая включает все формы наследственности за исключением репродуктивных клеток, и бластогенетическая наследственность, встречающаяся исключительно в половых клетках (Ibid, S. 44). Если «преформисты» (Вейсман, де Фриз, Ру) отрицали соматогенетическую наследственность, «эпигенетики» заявляли, что именно соматогенетическая наследственность важна для эволюции. Наследственные факторы, локализованные преимущество в цитоплазме (а не в ядре), и определяют её структуру. Важно подчеркнуть, утверждал Хааке, что не только такие очевидные примеры, как геккелевская радиолярия, обнаруживают строгую симметрию живых организмов. Цитоплазма любой клетки строится по геометрическим законам. Хааке подчеркивал, что это представление основывается не только на наблю-

дениях, но также полностью соответствует геккелевской теории основных форм (Ibid, S. 117), и кажется логичным предположить, что клетки сами состоят из отдельных «индивидуумов». Хааке назвал эти индивидуумы геммариями (Gemmarien), которые, в свою очередь, состоят из еще более примитивных индивидуумов, так называемых гемм (Gemmen) (Ibid, S. 118). [Рис. 2.]. Геммы – это ромбические фигурки, которые можно комбинировать различными способами, чтобы построить все основные формы животных и растений. Геммы «очень маленькие» и их число в одной-единственной геммарии бесчисленно. Геммарии притягиваются друг к дружке и могут образовывать различные комбинации. С большой вероятностью они присутствуют в центросоме клетки и в «плазматических лучах» (в современной терминологии микротрубочки) (Ibid, S. 120)[1]. Это краеугольный камень теории Хааке, из него логически выводятся все остальные элементы теории. Прежде всего, концепция геммарии дает объяснение неоламаркистской теории наследственности: «Поэтому структуру организма надо объяснять, основываясь на форме геммарии, и таким образом будет объяснено наследование приобретенных признаков» (Ibid, S.. 120). Внешние воздействия могут трансформировать структуру геммарии и, следовательно, структуру организма, потому что комбинация гемм строит сбалансированную систему. Геммарии находятся в каждой клетке, включая размножающиеся клетки, и также выполняют функцию единиц наследственности. Хааке полагал, что возможно реконструировать точную форму геммарии любого организма, и сам сделал это для *Monorhiza haeckelii* (рис. 3). Он утверждал, что базовая форма *Monorhiza* – регулярная квадратная пирамида, но с элементами асимметрии (потому что есть лишь одна «терминальная голова») (Terminalkopf). Основываясь на этой спекулятивной теории наследственности, Хааке выдвинул две взаимосвязанных концепции: *ортогенеза* и *эпиморфизма*.

---

[1] Немецкий оригинал: "Aus der Form der Gemmarien müss also der Aufbau des Organismus erklärt werden, und damit wäre eine Erklärung der Vererbung überkommener Eigenschaften gegeben." (Формой геммарий следует объяснить строение организма и тем самым дать объяснение наследованию приобретенных свойств)

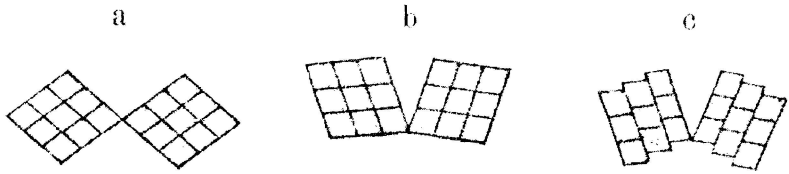


Рис. 3. *Рисунок Геммарии и их трансформаций, сделанный Хааке. Ортогенез обусловлен геометрическими характеристиками Геммарии. В этой гипотезе нет финализма или мистицизма.*

С точки зрения Хааке, ортогенез – это концепция вынужденной изменчивости, в противоположность амфигенезу, который основан на ненаправленной изменчивости (Ibid, S. 32). Примером ортогенеза служит эволюция глаз: «Давайте вначале рассмотрим один-единственный орган, например, глаз; при этом мы видим, что он развивался из одной пигментированной чашечки с линзой во все более и более продвинутый сенсорный орган, как можно обнаружить, например, у хищников» (Ibid., S. 32). Хааке утверждал, что во всех случаях, когда глаза исчезали, как это происходило в нескольких филогенетических линиях, они никогда в этих линиях не инэволюировали в первоначальные формы. В качестве примера он приводил червей. Открытие подобного рода феномена облегчалось тем, что Хааке назвал термином ортогенез: «Внутри каждой филогенетической линии развитие[1] всегда идет только в одном специфическом направлении, ортогенез присутствует везде» (Ibid, S. 32)[2]. Геммарийная теория наследственности, доказывал Хааке, лучше всего подходит для объяснения ортогенеза, поскольку эта эпигенетическая теория постулирует «зависимость всех клеток в теле от чистой гермоплазмы» (Ibid, S. 33). Внешние воздействия непрерывно сталкиваются с совокупностью всего наследственного материала, и, следовательно, окружение в каждый момент оказывает влияние на уникальную плазматическую композицию. Изобретение такого холистического подхода Хааке приписывал в пер-

[1] Развитие [Entwicklung] в словаре Хааке обозначает «эволюцию» в современном использовании.

[2] Немецкий оригинал: "Innerhalb jeder Abstammungslinie ist die Entwicklung immer nur nach einer Richtung
hin vor sich gegangen, überall hat *Orthogenese* stattgefunden".

вую очередь Теодору Эймеру (Haacke, 1893, S. 314), который позже стал одним из наиболее известных пропагандистов ортогенеза.

Ортогенез как концепция направленной эволюции в теоретической системе Хааке сопровождается теорией эпиморфизма, согласно которой эволюция идет по пути возрастания совершенства организации: «Под эпиморфизмом мы имеем в виду возрастание степени эволюционного совершенства, которое возникает в ходе филогенеза» (Ibid, S. 204)[1]. Хааке объясняет эпиморфизм «негибкостью» плазматических структур в сочетании со специфической формой отбора: организмы с менее «гибкой» плазмой растут более интенсивно и более устойчивы к внешним воздействиям (Ibid, S. 204).

Другими словами, Хааке четко разделяет ортогенез и концепцию эволюционного прогресса. Ортогенез по Хааке основывается на структурных свойствах «плазмы» как универсального агента наследственной информации, которая определяет эволюционное направление внутри филогенетической линии. В таком подходе к направленности эволюции отсутствует финализм.

Хотя Хааке был первым, кто использовал термин ортогенез, он подчеркивал, что его теория много почерпнула из идей немецкого ботаника Карла фон Нэгели (1817-1891): «Я очень многим обязан Нэгели, и могло бы даже показаться, что теория, которую я здесь представляю, ничто иное, как разработка идей Нэгели» (Ibid, S. 312)[2]. Действительно, хотя формально Нэгели был еще «доортогенетическим» автором, он высказывал множество идей существенных для ортогенеза. В своей претенциозной книге «Механико-физиологическая теория происхождения» («Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre») Нэгели сурово критиковал теорию отбора с позиций неоламаркизма. Его основным аргументом против дарвинизма было то, что естественный отбор не вскрывает подлинных причин эволюционных трансформаций, но лишь допускает, что «причины многообразия изменчивости надо искать

---

[1] Немецкий оригинал: "Wir haben unter Epimorphismus die zunehmende Höhe der Entwicklungsvollkommenheit
verstanden, die im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwickelung zu Tage tritt [...]."

[2] Немецкий оригинал: «Sehr viel verdanke ich Nägeli, und es konnte fast scheinen, dass die hier vorgetragene Lehre weiter nichts ist, als eine Ausführung der Nägeli'schen Ideen."

в климатических и пищевых воздействиях» (Nägeli 1884, S. 292). В согласии с «теорией отбора», доказывал Нэгели, каждый эволюционный шаг зависит от случайных условий окружения, и мы бы никогда не обнаружили одинаковые организмы в различных условиях. Эволюция могла бы пойти по другому пути, и можно представить, что, например, при других условиях окружающей среды не было бы млекопитающих. Нэгелевская же эволюция не следует слепо изменениям окружающей среды. Вместе с ламаркистской «теорией прямого действия» среды на наследственность, Нэгели вводит концепцию автономных «внутренних сил», которые действуют независимо от внешних влияний (Nägeli 1884, S. 294). Эти независимые «силы» определяют ход филогении в такой степени, что стадии эволюционного прогресса и адаптации «не могут сильно отличаться друг от друга» (Ibid, S. 294). Нэгели, как и Хааке, сравнивал живые организмы с растущими кристаллическими структурами, следующими своим «внутренним силам», тогда как внешние влияния для эволюции значат мало. Основная идея, что организмы, с одной стороны, адаптируются к своему окружению благодаря ламарковским механизмам, но, с другой стороны, направляются внутренними закономерностями, разделялась обоими авторами.

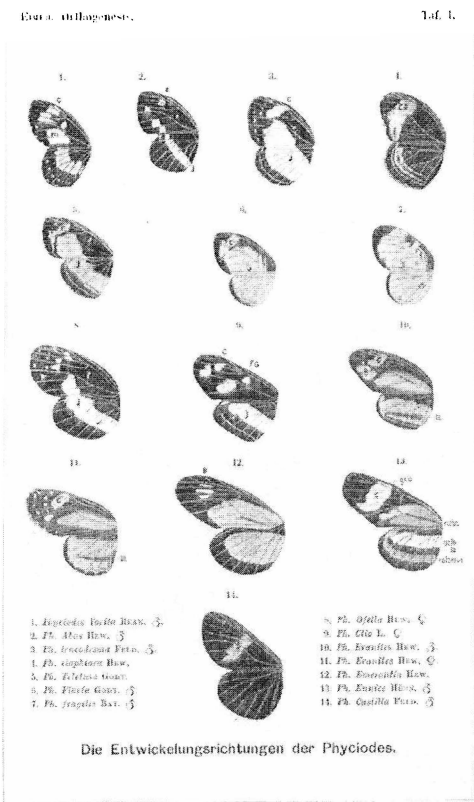


Рис. 4. *Эймеровская иллюстрация ортогенеза как пример направленной эволюции крыльев Phyciodes.*

Но Хааке отказался от «внутренних сил» Нэгеле (Haacke, 1893, S. 313), и поэтому ортогенез не мог предсказать весь ход эволюции. «Геммария» Хааке не стремится к самосовершенствованию, его ортогенез и эпиморфизм проявляются скорее благодаря пассивным структурным свойствам плазмы.

Ортогенез Хааке оказал сильное влияние на швейцарско-немецкого зоолога **Теодора Г.Х. Эймера (1843-1898)**. Эймер родился в Ларе (Швейцария), учился в университетах в Тюбингене, Фрайбурге, Гейдельберге и Берлине и после получения степени начал свою научную карьеру под руководством Альберта Кёлликера (Вюрцбург) и Августа Вейсмана (Фрайбург). Этим объясняется эймеровский пассаж на первых страницах его «Ортогенеза», где он просит Вейсмана простить ему пренебрежение его теорией в пользу ортогенеза и неоламаркизма (Eimer, 1897, S. XII). В период с 1875 по 1896 гг. Эймер возглавлял кафедру зоологии и сравнительной анатомии в Тюбингене, где он и скончался.

Эймер написал несколько книг, в которых отстаивал ортогенез и «наследование приобретенных признаков» (Eimer, 1888, 1897, 1901). Лучше всего известен его объемный труд под названием «Ортогенез» (Eimer, 1897), написанный как вторая часть его «Происхождения видов» («Die Entstehung der Arten»). Эймер, как и Хааке, выбрал основным объектом для критики вейсмановский неодарвинизм. Об этом можно судить уже по титульному листу книги: «Ортогенез у бабочек: доказательство направленной эволюции и бессилия естественного отбора в вопросе видообразования. Заодно и ответ Августу Вейсману» («Orthogenesis der Schmetterlinge: ein Beweis bestimmt gerichtete Entwicklung und Ohnmacht der naturlichen Zuchtwahl bei der Artbildung. Zugleich eine Erwiderung an August Weismann»). Уже в первой части этой амбициозной книги Эймер утверждал, что основным теоретическим спором в современной эволюционной теории является полемика между Вейсманом и Нэгели (Eimer, 1888, S. 9), то есть вопрос о том, идет ли эволюция путем дарвиновских (естественный отбор) или же ламарковских (наследование приобретенных признаков) механизмов. Эймер выступал на стороне ламаркизма вкупе с ортогенезом, хотя он, так же как и Хааке, отказывался от концепции Нэгели о постоянном «движении к совершенству» и отрицал любое воздействие «внутренних сил» на эволюцию (Eimer, 1897, S. 15). «В чем я согласен с Нэгели», – подчеркивал Эймер, – это в том что «эволюция идёт по немногим определенным направлениям и в пред-

положении, что естественный отбор играет довольно незначительную, второстепенную роль в трансмутациях» (Eimer, 1897, S. II)[1]. Эймер настаивал на том, что идея беспорядочной изменчивости в неодарвинизме не подкреплена фактами, потому что всегда изменчивость работает всего в нескольких направлениях и, таким образом, естественному отбору не из чего выбирать.

Ортогенез объясняется органофизисом, то есть концепцией «органического роста», действующей наподобие механизмов отногенеза. Эта концепция (но не термин) была высказана Эймером уже в его «Происхождении видов»: «Температура, воздух, свет, влажность, питание определяют рост индивидуумов и являются в наших глазах самыми сильными движущими силами, определяющими формы живых существ. Они определяют рост через физические и химические изменения живой органической массы, плазмы, через образование новых и более сложных взаимосвязей» (Eimer, 1888, S. 25)[2]. Другими словами, эволюция идет ортогенетически, потому что она ограничена химическими и физическими процессами. Эймер, как и Хааке, проводил аналогию между живыми существами и кристаллами, растущими в соответствии с химико-физическими законами и без какой-либо связи с потенциальной полезностью этих признаков. Эймер заявлял, что ничто не указывает на преобладание полезных (адаптивных) признаков в организме, как утверждали дарвинисты. Так называемые адаптации «появляются из-за физиологической необходимости органического роста» (Eimer, 1897, S. III-IV).

Ортогенез, по теории Эймера, является дихотомичной концепцией. С одной стороны, это историческая концепция, описывающая филогенетическую историю, но с другой стороны, это

---

[1] Немецкий оригинал: "Was Nägeli und mir gemeinsam ist, das ist die Lehre von der Entwicklung nach wenigen bestimmten Richtungen und der Hinweis darauf, dass diese Entwicklung die Bedeutung der Zuchtwahl für die Transmutation als eine vollkommen nebensächliche, untergeordnete erscheinen lässt."

[2] Немецкий оригинал: "Warme, Luft, Licht, Feuchtigkeit, Nahrung bedingen das Wachsen der Einzelwesen, erscheinen vor unseren Augen als die machtigsten, die Manichfaltigkeit der Formgestaltung der Lebewesen bedingenden Krafte. Sie bedingen das Wachsen durch die physikalische und chemische Aenderung der lebenden organischen Masse, des Plasma, durch Bildung neuer und zusammengesetzterer Verbindungen."

также и основной механизм эволюции: «Не отбор, а ортогенез или, соответственно, определяющий его органофизис, является доминирующим инструментом трансформации» (Eimer, 1897, S. IV)[1]. Вдобавок, Эймер заявлял, что он первый, кто понял, что ортогенез – «универсальный закон», и это важное заявление, которое разграничивает эймеровскую теорию и идеи известных американских неоламаркистов Эдуарда Д. Копа (1840-1897) и Альфеуса Гайетта (1838-1902), а позже и Генри Осборна (см. ниже), также постулировавших направленность и необратимость эволюции, но не придававших ортогенезу формы универсального закона (Ibid, S. 13).

Главная причина ортогенеза лежит, по словам Эймера, во «внешних» факторах (факторах окружающей среды – климат, питание), которые влияют на «конституцию» организма. Эймер настаивал, что это не ламарковский механизм, потому что Ламарк отрицал подобное влияние. Именно эта особая конституция организмов направляет эволюцию по нескольким направлениям (планам строения), «не имеющим никакого отношения к адаптациям» (Ibid, p., S 15-16).

Основная часть эймеровского «Ортогенеза» посвящена эмпирическим доказательствам, которые подкрепляли его точку зрения. Одним из примеров является эволюция бабочки *Phyciodes* (рис. 4, табл. I): «Важно отметить, что эволюционные подобия (гомеогенез) у одних только Phyciodes образуют столько типов рисунка, сколько мы описывали как «базовые формы» для самых разнообразных бабочек» (Ibid, S. 195). «Отбор в данном случае полностью исключен, и речь идёт об определённых стадиях в эволюции формы окраски и рисунка видов *Phyciodes-Eresia*, с одной стороны, и Heliconidae и Danaidae, с другой стороны; мимикрия в данном контексте бессмысленна так как все Heliconidae и Danaidae, описанные здесь, намного меньше, чем *Phyciodes-Eresia*, что исключает возможность их перепутать» (Ibid, S. 197)[2]. Мимик-

---

[1] Немецкий оригинал: "Die Orthogenesis bezw. die dieselbe bedingende Organophysis ist das herrschende Mittel der Umbildung, nicht die Zuchtwah".

[2] Полный немецкий оригинал: "Bei allen diesen Faltern haben wir also noch die gewöhnliche Flugelform und nichts von Querlagerung der Zeichnung. Es ist aber hochwichtig, zu sehen, wie unabädngige Entwickelungsgleichheit, Homoeogenesis, allein bei dieser Gattung *Phyciodes* so viele der Zeichnungstypen entstehen lasst, welche wir als Grundformen der Zeichnung

рия, а значит, по Эймеру, и отбор, в данном случае не имеют смысла. Таким же образом Эймер пришел к своему главному заключению: «Безусловно, направленная эволюция, ортогенез, доминирует во всех изменениях бабочек, включая доказанную закономерность в последовательности окраски и рисунка» (Ibid. S. 467).

Эймер описал механизм, который можно рассматривать как ламаркистский, поскольку он частично исходил из концепции наследования приобретенных признаков, но в то же время ясно и точно указал на различие между ортогенезом и ламаркизмом. Если ламаркизм выдвигался как теория адаптации, то ортогенез выявлял и объяснял долгосрочные неадаптивные тенденции в эволюции.

В целом, к концу XIX в. ортогенез предстаёт вполне очерченной теоретической конструкцией. Хотя первые шаги были сделаны одновременно Хааке и Эймером, концепция позже ассоциировалась в первую очередь с именем Эймера. Эймеровская теория оказала влияние не только на немецкоязычные страны. Благодаря поддержке британского океанолога Джозефа Т. Каннингема книга Эймера «Происхождение видов» была переведена на английский (Bowler, 1983, S. 154). Поскольку немецкий был в то время международным научным языком, идеи Эймера нашли влиятельных последователей в других национальных научных сообществах, в России и Скандинавии.

ОРТОГЕНЕЗ В ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЕ XX ВЕКА: СООБЩЕСТВО СОПРОТИВЛЕНИЯ?

К началу XX века однозначная идентификация дарвинизма с теорией отбора стала широко распространяться в разных странах. В то же время, благодаря неполным и порой даже противоречи-

---

bei den verschiedensten Faltern beschrieben haben" (Ibid, S. 195). "Es handelt sich überall auch in der Ähnlichkeit zwischen den *Phyciodes-Eresia* Arten einerseits und Helikoniden und Danaiden andererseits um Stufen bestimmter Entwick elungsrichtungen in Farbe und Zeichnung, nicht aber um durch Zuchtwahl entstandene Verkleidung, denn diese ist gerade im vorliegenden Fälle dadurch vollkommen ausgeschlossen, dass alle die behandelten und andere, Helikoniden und Danaiden nachahmen sollenden *Phyciodes-Eresia* viel kleiner sind als die letzteren, wodurch eine Verwechselung vollkommen ausgeschlossen sein muss, wie dies auch Hahnel nach Beobachtung an Ort und Stelle hervorhebt"(Ibid, p. 197).

вым данным палеонтологии, анатомии/морфологии, биогеографии, систематики и генетики, реконструкция эволюционной истории и эволюционных механизмов всё ещё содержала элементы спекулятивного мышления (Gould, 1977). Поэтому дарвиновская теория естественного отбора стала восприниматься как одна из многих более или менее правдоподобных гипотез эволюционных процессов (Junker and Hossfeld, 2001). Противоречия внутри дарвинизма стали питательной почвой для альтернативных теорий эволюции. Вследствие этого первая треть двадцатого века стала порой расцвета альтернативных теорий, которые бурно развивались в одно и то же время в разных странах и быстро достигли относительной концептуальной зрелости (Levit et al., 2008). Шведский историк биологии Эрик Норденшельд (1872-1933) заметил в этом отношении: «Историю биологии можно было бы закончить крахом дарвинизма» (Nordenskiöld, 1928, S.. 574). В это время ортогенез стал одной из наиболее сильных альтернатив дарвинизму. Ниже мы дадим несколько примеров наиболее значимых и оригинальных сторонников ортогенеза в XX столетии.

Американский палеонтолог **Генри Фэрфилд Осборн (1857-1935)** сыграл важную роль в истории ортогенеза и его работы, как эмпирические, так и теоретические, активно цитировались немецкоязычными авторами. Осборн получил образование в Принстоне и там же стал профессором сравнительной анатомии. Затем он работал одновременно в колумбийском университете и в Американском Музее естественной истории (AMNH) и в 1908 г. стал президентом Музея, который под его руководством собрал лучшую в мире коллекцию ископаемых. На материале коллекции он сделал смелые эволюционные обобщения. Осборн прекрасно знал палеонтологию и эволюционную теорию и был полностью в курсе дискуссий в немецкоязычной литературе, используя в своих трудах и «идеоплазмическую гипотезу» Нэгели (Osborn, 1925, p. 93), и первую палеонтологическую работу Отенио Абеля (см. ниже). На Осборна сильное влияние оказал также его учитель Э. Коп (1840-1897), один из пионеров идеи направленной эволюции, который, в точности как и первые ортогенетики Германии, поддерживал ламаркистскую версию ортогенеза. В своих ранних работах Осборн следовал «ортогенетическому ламаркизму Копа», но позже, во время 1890-х, пришёл к отрицанию этого гипотетического эволюционного механизма (Bowler, 1983, p. 131, 174) и предложил механизм «совпадения» или «органического отбора»,

который позже стал известен как «эффект Болдуина», по имени Джеймса М. Болдуина (1861-1934), высказавшего эту идею в то же самое время. Осборн ясно выражал свой взгляд на «органический отбор» в дискуссии на детройтской встрече Американского сообщества, опубликованной в «Сцайнс» («Science») (Osborn, 1897): «Органический отбор - термин, предложенный профессором Болдуином и адаптированный профессором Морганом[1] и мною самим для природного процесса, который считается одной из подлинных причин направленной (definite) или детерминированной изменчивости. Гипотеза вкратце заключается в следующем: существуют глубокие онтогенетические адаптации. Они позволяют животным и растениям переносить радикальные изменения окружающей среды. Таким образом, все особи определённой расы изменяются сходным образом в течение долгого периода времени, так, что очень постепенно отбираются врожденные или филогенетические вариации, которые появляются в соответствии с онтогенетическими адаптивными вариациями. Результатом является кажущаяся, но не реальная, передача приобретенных признаков». Иными словами, в этот период Осборн отошёл от ламаркизма как объяснения механизма эволюции. Брайан Холл (Hall, 2001) прокомментировал этот эволюционный механизм в современных терминах: «Органический отбор (или эффект Болдуина) описывает ситуацию, когда вызванная окружающей средой фенотипическая адаптация, подчиненная естественному отбору, идёт под генотипическим контролем». Эта идея имеет свою собственную историю и была позже развита английским генетиком Конрадом Холом Уоддингтоном (1905-1975) и русским биологом-эволюционистом Иваном Ивановичем Шмальгаузеном (1884-1963) и встроена в теорию стабилизирующего отбора (Levit et al., 2006). Осборн, напротив, полагал, что эта гипотеза могла бы примирить дарвиновские и ламарковские подходы к эволюции, если бы она была универсальной и способной объяснить все случаи «детерминированной изменчивости». Но, утверждал Осборн, этот механизм не универсален, поскольку есть такие структуры, как зубы и внутренние части черепа, которые не могли эволюционировать только посредством индивидуального использования. Таким образом, заключал Осборн, должны быть также другие причины изменчивости в определенных направлениях: «Мое исследование зубов

[1] Конвей Ллойд Морган (1852-1936).

у множества [ископаемых] таксонов млекопитающих убедило меня, что существуют фундаментальные причины [predispositions], задающие изменчивости определенные направления» (Osborn, 1897). Если бы Осборн использовал здесь термин «ортогенез», это было бы одним из самых лучших кратких определений ортогенетической эволюции.

В своей более поздней работе Осборн утверждал, что «ни ламаркизм, ни дарвинизм не согласуются со всем тем, что мы знаем благодаря палеонтологии и экспериментальной зоологии» (Osborn, 1925, p. 145), и предполагал, что эволюцию можно объяснить исследованием четырех «физикохимических» комплексов, включающих физическую (неживую) и живую окружающую среду, развитие организмов и наследственную субстанцию «хроматин». В самых поздних работах (начиная с 1932 г.) Осборн развивал свой «физикохимический» подход под флагом концепции аристогенеза. В теории Осборна аристогенез заменил термин «ректиградации», который он использовал в предшествующих трудах. Аристогенез – это новый «биомеханизм», встречающийся в «геноплазме», которая противопоставляется «сомаплазме». Осборн выводил этот термин от греческого слова «аристос» (лучший в своем роде) и подчеркивал, что аристогенез – описательный, полностью эмпирический базовый концепт в противоположность таким «теоретическим» концептам, как энтелехия или витализм. Осборн рассматривал свой аристогенез не как гипотезу или теорию, но скорее как описательный подход к эволюции как естественному процессу, создающему новые биологические механизмы: «Аристогенез – это постепенное, вековое, непрерывное, прямое, реактивное, адаптивное возникновение новых биомеханизмов. Это планомерное создание чего-то более прогрессивного или адаптивного. Определенные линии наследования отличаются потенциальным креативным порождением геноплазмой новых адаптивных биомеханизмов. Предопределённое в зародышевом состоянии возникновение новых признаков способствует усовершенствованию, возникает независимо, в далеко отстоящих друг от друга географических регионах, с одинаковой или различной аристогенетической скоростью. Аристогенез - скорее долговременная генетическая и адаптивная реакция, чем немедленная адаптивная реакция на новые условия окружающей среды в теории Ламарка. Аристогенез не зависит при возникновении и раннем развитии от принципов естественного отбора Дарвина» (Osborn, 1933). Когда появляется новый класс, он

подвергается процессу «адаптивной радиации» (термин, введённый Осборном в 1902), приводящему к новым «биомеханизмам», и впоследствии входит в фазу стабильности, линейной эволюции, закрывающейся фазой переразвитости, которую Осборн часто иллюстрировал эволюцией титанотериев. Таким образом, Осборн пришёл к осознанию того, что он имеет дело с альтернативным как дарвинизму, так и ламаркизму механизмом, который, однако, не возводил в ранг универсального закона, объясняющего всю филогенетическую историю. Аристогенез – это ортогенез, лишённый эймеровской претензии на универсальность.

Как отмечал сам Осборн, «сопоставимые результаты» (Osborn 1926), касающиеся линейного и адаптивного характера эволюции, были получены Долло и Абелем. **Отенио Абель (1875-1946)** был одним из самых известных немецкоговорящих сторонников ортогенеза в первой трети XX века, на которого, в свою очередь, очевидным образом повлияли аргументы Осборна и палеонтологические находки. Он родился и получил образование в Вене (Ehrenberg, 1975; Khittel, 2005), где изучал право и геологию. В венском университете Абель также встретил геолога Эдуарда Зюсса (1831-1914) (одного из пионеров глобального подхода, который в 1875 г. ввёл термин «биосфера») и сделал PhD по геологии под его руководством (1899). Годом позже Абель навестил Брюссель по приглашению палеозоолога Луиса Долло (1857-1931), известного тем, что он ввел принцип необратимости эволюции (Bowler, 1983, p. 144). Этот принцип защитники ортогенеза считали одним из самых сильных аргументов в пользу направленной эволюции. Как подтверждал сам Абель, Долло сыграл наиболее важную роль в его научном образовании.[1] Самым важным аспектом для Абеля была методология Долло, его подход к палеонтологии, означавший не только классификацию, но также объяснение окаменелых находок (Ehrenberg, 1975, S. 56). Между 1900 и 1907 гг. Абель работал в Имперском Геологическом институте (Geologisches Reichsanstalt). В 1907 г. он стал экстраординарным профессором палеонтологии в Венском университете, а заведующим кафедрой палеонтологии в то время был Карл Динер (1862-1928), который однозначно

[1] По выражению самого Абеля: "Unter vielen Fachgenossen, mit denen mich mein Weg zusammengeführt hat, hat kein einziger einen so bestimmenden Einfluß. auf meine geistige und wissenschaftliche Entwicklung und Ausbildung genommen wie Louis Dollo " (цит. по: Ehrenberg 1975 p. 56).

поддерживал ортогенез, считая его по сравнению с дарвинизмом и ламаркизмом самой конкурентоспособной эволюционной теорией (Diener, 1910, S. 11, 92-98). В 1911 г. Абелю была присуждена золотая медаль Джона Бигсби Лондонского геологического общества, а с 1917 по 1934 гг. он возглавлял кафедру палеонтологии в Венском университете. В 1920 г. Абель опубликовал руководство по палеозоологии (Abel, 1920), а через год в 1921 г. Венское Королевское зоолого-ботаническое общество [Kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien] вручило ему Райнеровскую золотую медаль за его вклад в палеозоологию. Впоследствии он удостаивался множества почестей, в том числе был избран иностранным членом АН СССР (1927), чл.-корр. Лондонского геологического общества (1928) и почетным членом Бостонского общества естественной истории. Работы, ставшие центральными для теоретического наследия Абеля в эволюционной биологии и концепции ортогенеза, были написаны, когда он уже был хорошо известным и зрелым ученым (Abel, 1928, 1929). В 1932 г. Абель был избран ректором Венского университета. Однако двумя годами позже, в возрасте 59 лет, Абель вышел в отставку из-за открытой поддержки идей национал-социалистов. После своей отставки он был профессором в Гёттингене (1935-1940), а позже вернулся в Австрию. Впоследствии его влияние на немецкую палеонтологию снизилось. Частично это случилось из-за появления новых ключевых фигур, таких как Отто Шиндевольф (см. ниже).

Абель основывал свои идеи не только на работах классических сторонников ортогенеза – Нэгели, Эймера и своего друга Долло, но уделял много внимания другим новаторским подходам к проблеме направленной эволюции, в том числе теоретической системе Людвига Плате (см. ниже) и аристогенезу Осборна. Сопоставляя литературные данные и опираясь на собственные палеонтологические исследования, Абель утверждал, что не может быть сомнений в том, что эволюция идет путем ортогенеза, и в смысле направленности и в смысле необратимости. Он настаивал, однако, что оба «закона» являются лишь следствием более общего закона, «основополагающего принципа всего органического мира», который должен дать окончательное объяснение всем эволюционным феноменам (Abel 1928, S. 15). Абель верил, что обнаружил этот принцип, который он назвал «законом инерции» (Trägheitsgesetz). Согласно этому закону, «органический мир» подвержен тому же закону инерции, что и «неорганический мир». Важной частью это-

го закона является принцип Карла Гаусса (1777-1855), который – в интерпретации Абеля – постулировал, что движущееся по инерции тело, испытывающее действие различных сил, повернет в направлении наименьшего сопротивления. Эту идею, доказывал Абель, можно напрямую применить к объяснению эволюционного феномена: «Принцип инерции можно понимать в органическом мире также чисто механически» (Abel, 1928, S. 96). Абель утверждал, что это не имеет ничего общего с идеей «жизненной силы», или другими мистическими или философскими идеями. Концепцию движения в механике можно сопоставить с биологическим понятием функции, такой функции как активность и, следовательно, своего рода движением. Возможный механизм, иллюстрирующий применение этого закона к «органическому миру», Абель описывал следующим образом. Организм реагирует на свое окружение, и эта реакция приводит или к правильной адаптации, или к «дезадаптации». В большинстве случаев, как известно из палеонтологии, однажды появившаяся реакция остается в следующих поколениях. Если окружающая среда постоянно оказывает давление, реакция организма также удерживается и возрастает. Если давление среды остается постоянным в течение достаточно долгого времени и определенный способ реакции развивается в течение многих поколений, то впоследствии новые признаки будут зафиксированы таким образом, что они не исчезнут, даже если условия изменятся. Лишь радикальные изменения среды будут приводить к значительным изменениям эволюционного пути, хотя в таком случае на эволюцию организмов также будет влиять появившаяся ранее специализация. Проводя параллель с Гауссом, Абель объяснял этот феномен с помощью концепции «наименьшего сопротивления», утверждающей, что будущая эволюция организма вероятнее всего пойдет по той же линии, что и предыдущая адаптация, потому что для организма это будет означать выбор пути «наименьшего сопротивления» (Abel, 1928, S. 98-100). Следовательно, принцип необратимости Долло является механическим следствием закона филогенетической инерции.

Таким образом, Абель был уверен, что его гипотеза может объяснить как ортогенез, так и принцип Долло в рамках причинно-следственных связей. К тому же он настойчиво подчеркивал, что «закон инерции» покоится на крепком фактическом основании (палеонтологические данные), и это отличает его подход от

«теоретиков наследственности» (генетиков), работавших, по мнению Абеля, с очень ограниченным эмпирическиим материалом.

В том же направлении, что и Отенио Абель развивал свои идеи и **Эдвин Хенниг (1882-1977),**[1] работы которого основывались на трудах Абеля. Хенниг стал влиятельным приверженцем ортогенеза в Германии (Reif, 1986). Он родился в Берлине, изучал геологию и биологию в Фрейбурге и получил степень доктора в 1906 г. за диссертацию «Гиродус[2] и организация Pycnodontini» (Gyrodus und die Organisation der Pycnodonten)[3]. Затем Хенниг получил место ассистента в геолого-палеонтологическом институте в Берлине. Уже в 1912 его наградили Орденом короны четвертой степени (Kronenorden IV) (а годом позже закончил свою докторскую диссертацию (Habilitation) в Берлине (1913).

После габилитации Хенниг стал приват-доцентом в берлинском университете и официально занимал эту должность до 1917 г., хотя во время первой мировой войны был призван в армию. В 1917 г. Хенниг стал заведующим кафедрой геологии и палеонтологии в университете в Тюбингене и занимал эту должность до 25 октября 1945 г. Одним из его ассистентов был Карл Бойрлен, позже развивший одну из самых последовательных ортогенетических теорий (см. ниже, а также Колчинский, 2002, с. 290-292). Кроме того, в 1929 г. Хенниг стал ректором в Тюбингенском университете. Когда закончилась Вторая мировая война, Хенниг подвергся обычной процедуре денацификации[4] и вышел в отставку в 1951 г. Он умер в Тюбингене в 1977 г.

В короткой статье, опубликованной в начале 1920-х, Хенниг сформулировал свой взгляд на палеонтологию и ее роль в эволюционной теории. Он определял дарвиновскую концепцию естественного отбора как блестящую идею, которая, однако, нуждается в эмпирической проверке (Hennig, 1922, S. 5). В этой связи палеонтология, по Хеннигу, играет важную роль. Палеонтология учит

---

[1] Не путать с Вилли Хеннигом (1913-1976), который известен как основатель кладистики.

[2] Gyrodus — род ископаемых костистых рыб юрского периода относящихся к порядку Pycnodontidae

[3] UAT, Bestand, 407: Nachla. Edwin Hennig.

[4] Процесс «перековки» лиц, поддерживавших нацистский режим во времена третьего Рейха, в демократических граждан послевоенной Германии.

нас, что эволюция – исторический факт. Она также показывает, что эволюция является «определенным образом направленной экспансией живых форм» в противоположность случайным изменениям в неорганическом мире (Hennig, 1922, S. 9). Можно ли называть это прямое развитие прогрессом или же совершенствованием – вопрос определения. По утверждению Хеннига, также важно, что палеонтология может способствовать исследованию механизма эволюции. Предвосхищая позднейшие концепции Бойрлена и Шиндевольфа, Хенниг рисует аналогию между ортогенетическими циклами и филогенией и заявляет, что различные ветви филогенеза демонстрируют ту же динамику, которую можно видеть в онтогенезе: быстрая эволюция на стадии ювенильной пластичности, за которой следует стадия стабильной и размеренной эволюции и, в конечном счете, фаза стагнации или даже деградации (старческая изменчивость). Новый тип может появиться и в результате скачка (Hennig, 1922, S. 11), хотя в поздних работах (Hennig, 1932) Хенниг с большей осторожностью отзывался о скачкообразной эволюции. Основным вопросом, который он перед собой ставил, было, появляются ли новые типы случайным образом, или же они следуют внутреннему закону. В статье в престижном журнале «Естественные науки» (Naturwissenschaften) Хенниг анализировал проблему ортогенеза, который он определял просто как «параллельное развитие», и ставил вопрос о движущих силах («Treibkräfte») лежащих в основе эволюционных феноменов (Hennig, 1927). Он обращал внимание, что существуют бесчисленные возможности того, как окружающая среда действует на растения и животные, но центральный ход эволюции оставляет ощущение последовательности. «Жизнь кажется почти детерминированной» (Hennig, 1927). Суть этого направленного процесса – движение от низшего к высшему уровню сложности. В то же время, было бы неправильным обсуждать этот процесс в терминах эскалации или витализма, поскольку простейшие бессмертны. Однако, когда клетки собираются вместе в конгломераты, появляется разделение труда и они подчиняются правилу «форсируемого роста», то есть тенденции вырастать больше. Примерами являются большие иноцерамусы, динозавры и т.д. Однако в большинстве случаев это не дает преимущества организмам. Очень часто «форсирующее стремление к росту» приводит к полной реконструкции плана строения, химии и даже ментальных способностей организма. Хенниг предполагал, что такой непреодолимый рост связан с преемственностью поколений.

По его словам, «вес будет почти неустанно двигаться в направлении, однажды выбранном» (Hennig, 1927). Таким образом, Хенниг почти одновременно с Абелем сформулировал концепцию эволюционной инерции как причины ортогенетической эволюции.

Одновременно с Абелем и Хеннигом, и на основе идей Абеля, Нэгели, Эймера, Осборна, Долло и множества других западных приверженцев ортогенеза, развивал свои идеи русский географ и биолог **Лев Семёнович Берг (1876-1950)**. Его теория номогенеза, получившая развитие в начале 1920-х гг., возможно, принадлежит к наиболее последовательным и влиятельным ортогенетическим теориям (Колчинский, 2002, с. 29). Берг родился и получил школьное образование в Молдавии, затем путем крещения преодолел черту оседлости, поступил в Московский университет, где изучал гидробиологию и географию. Вскоре он стал известен как ихтиолог и географ, и в 1928 г. был избран членом-корреспондентом, а в 1946 г. действительным членом Академии наук СССР. Заметная фигура в русской географии, Берг был также важным персонажем в истории ортогенеза. Его книга «Номогенез», впервые опубликованная в России (Берг 1922) и позже переведенная на английский (Berg 1926, 2nd ed. 1969, была основана на большом числе эмпирического материала и представляла собой всеобъемлющую и острую критику дарвинизма (Колчинский, 2002; Levit, Hossfeld, 2005). В своей рецензии на «Номогенез» Осборн отмечал, что в этой книге «аргументы против теории отбора опираются на огромный список литературы, охватывающий почти всё литературное наследие от Дарвина до наших дней» (Osborn, 1926). Осборн, в свою очередь, принадлежит к наиболее цитируемым авторам в книге Берга, в которой Берг комбинировал аргументы из области палеонтологии, зоологии и ботаники и предложил множество логически сравнительно независимых заключений. Самым основным утверждением, общим для всех ортогенетических теорий, является то, что эволюция – направленный процесс: «Дарвин полагал, что признаки варьируют по всем направлениям, подобно тому, как, если можно так выразиться, лучи исходят от солнца. [...] Мы же, напротив, утверждаем, что изменчивость строго ограничена и следует по определенному курсу, подобно тому, как электрический ток движется по проволоке» (Berg, 1969, p. 158)[1]. Предполагалось, что ограничения, о которых говорит Берг, вызваны как внутренними, так

[1] Цит. по англ. изданию

и внешними факторами. Внутренние факторы отражаются в термине «автогенетический ортогенез» (Berg, 1969, p. 114) и выражаются, например, в том факте, что организмы часто эволюционируют в направлении, противоположном изменениям окружающей среды, чему примером могут служить вымирания. К внешним факторам относится влияние географического ландшафта на эволюционный процесс. Ландшафт действует на виды в «императивной манере» путем комбинации элементов, которые составляют этот ландшафт, так же как организация видов запрещает изменчивость в определенном направлении (Berg, 1969, p. 265).

В действительности, эволюция следует по усредненному курсу, определенному как внутренними, так и внешними факторами. Берг утверждал, что такое двойное ограничение изменчивости почти не оставляет пространства для естественного отбора, и этот факт подтверждается данными палеонтологии, потому что все филогенетические ветви выглядят в той или иной степени направленными. Берг дистанцировался не только от дарвинизма, но и от ламаркизма (который он понимал очень узко как теорию упражнения/неупражнения органов в сочетании с наследованием приобретенных признаков), и выдвигал концепцию массовых мутаций как основного механизма направленной эволюции. Следуя Вильгельму Ваагену (1841-1900), он называл их *ваагеновскими мутациями*: «Новые виды появляются посредством массовой трансформации большого числа индивидуумов, что случается из-за ваагеновских мутаций [...]. Такая массовая трансформация является феноменом геологической значимости. Она связана с изменением фауны определенного яруса и проявляется лишь в определенные периоды, затихая на долгое время» (Берг, 1977, с. 317). Таким образом, эволюция осуществляется, по существу, путем массовых мутаций, которые направляются внутренними и внешними факторами таким образом, что новые виды с высокой вероятностью появляются почти полностью адаптированными. Вновь возникшие виды затем порождают таксоны второго порядка, которые появляются полностью адаптированными к своему окружению. «Адаптация» в данном контексте означает включение в определенную среду. В этом смысле нет «более или менее» адаптированных видов. Другими словами, Берг предлагал теорию, которая, будучи антидарвинистской, была в то же время антиламаркистской в узком смысле, хотя в широком значении сочетала в себе жоффруизм как теорию прямого адаптивного воздействия среды на наследственность.

Эту мысль Берг заимствовал у раннего ортогенетика Нэгели, так же как и идею двойной детерминации эволюционного процесса.

Парадоксальным образом, антидарвинистская критика Берга была направлена по большей части против немецкого зоолога **Людвига Германа Плате (1862-1973)**, который сам в своих поздних работах выдвигал теорию, защищающую ортогенез. Кроме того, для современных историков биологии Плате дарвинистом не является. Для Берга же, так же как, кстати, и для Осборна, Плате был одним из самых известных представителей дарвинизма того времени. Сам Плате называл свою теоретическую систему «стародарвинизмом», в противоположность неодарвинизму Вейсмана (Levit, Hossfeld, 2006). Взгляды Плате подробно рассмотрены в специальной главе настоящей книги, здесь только остановимся на особенностях его концепции ортогенеза.

Плате еще до приезда в Йену серьезно занимался генетическими исследованиями и продолжил их в Йене. Эти исследования вкупе с работами в области зоологии и морфологии отразились в созданной Плате теории наследственности, окончательная версия которой была приведена в трех томах его «Генетики» («Vererbungslehre»), и включавшей также его теорию ортогенеза. По Плате, его традиционный дарвинизм точно следует первоначальным идеям Дарвина, одновременно с тем адаптируя и обрабатывая все здравые и поддающиеся проверке опытным путем поздние научные достижения. Вот почему он старался скомбинировать все плодотворные теоретические подходы (ламаркизм, селекционизм, ортогенез) с наиболее инновационными областями экспериментальной биологии, такими как генетика.

Именно Плате ввел термин ортоселекция, который был позже использован Джулианом Хаксли (1974, p. 500), а также Бернардом Реншем (1947, S. 74, 144, 160), и таким образом вошел в терминологический аппарат эволюционного синтеза. Правда, в первоначальной версии его теории ортоселекция была частью более общей теории ортоэволюции (направленной эволюции), так как целью Плате было объединение идеи случайной изменчивости с ортогенезом.

Плате постулировал, что любая исходная форма (Stammform) дает начало лишь нескольким боковым филогенетическим ветвям и никогда не образует множества боковых веток. Он также утверждал, что почти все филогенетические ветви выглядят более или менее прямыми линиями, а не колеблются зигзагообразно между прогрессом и деградацией.

Существуют два способа объяснения этих фактов. Первый – это ортогенез, который, по Плате, означает, что определенные факторы влияют и модифицируют все особи таким образом, что естественному отбору почти не из чего выбирать (Plate, 1913, S. 508; 1922, S. 10-11; 1925, S. 115-116). Второй способ – это ортоселекция, означающая, что, хотя индивидуальная изменчивость случайна, лишь немногие филогенетические направления являются прогрессивными (в любом смысле этого слова) и, следовательно, сохраняются под давлением отбора (Plate, 1913, S. 508). Принципиальная разница между ортогенезом и ортоселекцией в том, что ортогенез обычно связывается с ламаркизмом, в то время как ортоселекция подразумевает дарвиновскую идею случайных мутаций, подвергшихся действию естественного отбора. По Плате, оба механизма (ортогенез и ортоселекция) могут работать совместно и независимо, и ортогенез Плате не является универсальным эволюционным механизмом: «Направленная изменчивость и отбор не являются взаимоисключающими механизмами, но могут работать вместе. Отбору всё равно, имеют ли изменения определённую направленность или нет» (Plate, 1913, S. 510). Здесь он был убежденным последователем идей самого Дарвина (Ibid, S. 511). В «Генетике» (Plate 1932-1938) Плате пытался доказать свой взгляд на проблему направленной эволюции с помощью генетики. Важным теоретическим задачей было отделить направленную эволюцию на генетическом уровне от ортогенеза и ортоселекции на более высоких уровнях.

Ортоселекция на уровне отдельных генов действует среди «огромного числа вариаций» (Plate 1933, S. 1088), в то время как природа творит по ходу времени все новые и новые гены, и таким образом различные признаки передвигаются «вниз или вверх» (Plate, 1933, S. 1088-1089). Это исключительно селекционное объяснение направленной эволюции. Ортогенез на уровне отдельных генов имеет место под постоянным давлением внешней среды, приводящим к наследуемым цитоплазматическим реакциям и полиаллельности. Это ламарко-селекционистская модель.

Ортогенетическая эволюция на уровне целых органов означает появление новых характеристик благодаря процессу захватывания «свободно менделирующих генов» гипотетической макромолекулой – «наследственным корнем» "Erbstock", как будет описано ниже. В любом случае предполагалось, что этот способ ортогенеза является реакцией на продолжительные стимулы по ходу филе-

тической истории (например, светочувствительная точка на коже эволюционирует в ретину и впоследствии в человеческий глаз под действием продолжающейся световой стимуляции).

Плате сформулировал гипотезу «наследственного корня» в 1924 г. и затем постоянно развивал её. Гипотеза исходила из предположения, что хромосомы содержат гены, несущие наследственную информацию. Все гены вместе формируют генотип. Однако гены создают не сами органы, но скорее их свойства. Например, доказывал Плате, мы не знаем ни одного гена собственно глаза *Drosophila*, но мы можем идентифицировать более чем 80 генов, определяющих его цвет, форму, число омматидий и так далее. Термин «наследственный корень» (Erbstock) Плате ввел в противоположность «Мендельштоку» (Mendelstock), то есть генотипу, состоящему из обычных генов. «Наследственный корень», по Плате, состоит из ригидных наборов генов, находящихся в клеточном ядре, но вне хромосом, и подверженных лишь медленным модификациям (Plate, 1933, S. 933). Плате называл эти кластеры наследственной информации «радикалами» и определял их как «коллективы взаимосвязанных генов» (Plate, 1933, S. 935). «Радикалы» действуют лишь совместно, как единое целое (именно поэтому они называются радикалами). Они отвечают за формирование самых необходимых структурных признаков. «Радикалы» в филетическом отношении намного старше, чем обычные гены, и не подчиняются законам Менделя, потому что индивидуальные гены теряют свою независимость, связавшись с радикалами. Поскольку радикалы ригидны и имеют лишь несколько возможностей для изменений, гипотеза *Erbstock* дает молекулярно-биологическое объяснение ортогенеза (Ibid, S. 1141).

В то время как Плате развивал свой молекулярный подход к объяснению ортогенеза, **Карл Бойрлен (1901-1985)** подошёл к вопросу ортогенеза с точки зрения морфологии. Согласно его автобиографии[1], Бойрлен родился (1901) в Аалене (Вюрттемберг, Германия) в семье школьного учителя. Когда Бойрлен поступил в Тюбингенский университет (1919), он выбрал естественные науки, но «с тяжелым сердцем», потому что увлекался древней и современной философией и историей литературы. Возможно, это одна из причин появления метафизических и даже мистических эле-

[1] Архив академии «Леопольдина», дело № 4376. Все биографические данные взяты из этого источника.

ментов в его поздних теоретических конструкциях (Beurlen, 1937), которые мы не включили в наш краткий обзор.

Бойрлен был учеником Эдвина Хеннига (см. выше) и после защиты докторской диссертации в 1923 г. получил должность его ассистента (Reif, 1986) и сосредоточил свои усилия на юрских аммонитах Швабии, в Южной Германии, а также на брюхоногих моллюсках и десятиногих раках. Впоследствии Хенниг помог Бойрлену получить место в Кенигсберге, где он стал ассистентом Карла Э. Андре (1880-1959), который заведовал геолого-палеонтологическим институтом. В Кенигсберге Бойрлен занялся изучением десятиногих раков (крабов) и сделал первые обобщения по вопросу о «механической» теории естественного отбора. После этого он перешел на Echinoidea и, наконец, получил финансирование для более общей работы по геологии Пруссии. В 1934 г. Бойрлен переехал в Киль, чтобы занять кафедру геологии и палеонтологии, а позже в Мюнхен (в 1941 г.). По словам самого Бойрлена, после 1933 г. он был вопреки своим желаниям вовлечен в общественную и политическую деятельность и стал главой Германского Геолого-палеонтологического общества, а также руководителем секции геологии, минералогии и геофизики Немецкого научно-исследовательского общества (Deutsche Forschungsgemeinschaft), центра финансирования германской науки. После окончания Второй мировой войны Бойрлен был изгнан из академического сообщества, и ему пришлось зарабатывать на жизнь в качестве рабочего на стройке и кирпичном заводе. Посчитав свою ситуацию в Германии безнадежной, Бойрлен переехал в Бразилию, где опубликовал более 100 научных работ. В 1969 г. он вернулся в Германию и поселился в Тюбингене, где умер в 1985 г. Бойрлен был почетным членом множества обществ и академий, в том числе членом Германской Академии естествоиспытателей «Леопольдина» Галле (с 1936) (Kaasch, 2003).

В «Сравнительной филогении» («Vergleichende Stammesgeschichte») (Beurlen, 1930) Бойрлен посвятил анализу ортогенеза одноимённую главу. Он начал с исторического обозрения ортогенетических концепций, с Т. Эймера, утверждая, что Эймер преуспел в убедительном описании эмпирических доказательств в пользу ортогенеза. Наблюдения Эймера были подтверждены в работах К. Нэгели и Людвига Х. П. Додерлейна (1855-1936). Последний утверждал, что специализация биологических форм идет намного дальше, чем полезность, и предлагал концепцию

«Инерция» («Tragheit»), аналогичную абелевскому закону инерции. Бойрлен подчеркивал, что ортогенез – не побочная ветвь эволюционных исследований, и его поддерживало множество выдающихся ученых, таких как Даниель Роза (1857-1944), Эрнст Кокен (1860-1912), Эдвин Хенниг и многие другие. Бойрлен особенно выделял вклад палеонтологических изысканий Абеля по эволюции лошадей и его «биологический закон инерции». Тем не менее, Бойрлен был убежден, что нет нужды заменять термин «ортогенез» каким-то другим аналогичным термином, потому что его концепция продолжает линию Нэгели и Эймера. В то же время Бойрлен не соглашался с Абелем и Эймером в том, что ортогенез является центральной эволюционной концепцией. Бойрлен считал, что ортогенез не в состоянии объяснить адаптацию (Beurlen, 1930, S. 548).

Палеонтология, доказывал Бойрлен, подтверждает дарвиновскую гипотезу постепенной эволюции, поскольку все первоначальные вопросы вышли из дарвиновской биологии (Beurlen, 1930, S. 535). Беспристрастный взгляд на ископаемые останки показывает, тем не менее, что существовали четко отграниченные периоды взрывообразного появления новых таксонов: «Палеонтологические находки позволяют предположить, что взрывообразное развитие – отнюдь не второстепенная гипотеза. Эти находки однозначно указывают на сальтации» (Beurlen, 1930, S. 537)[1]. Говорит ли эта наблюдаемая нами картина лишь о неполноте палеонтологической летописи, или же она отражает реальную филогенетическую историю? Бойрлен предполагал, что каждая крупная таксономическая группа может варьировать лишь в рамках основного адаптационного типа (Anpassungstyp). Переходные формы между различными типами адаптации невозможны. В качестве примера Бойрлен приводил типы строения (Bautypus) различных групп моллюсков. Судя по различному строению их раковин, брюхоногих можно четко разделить на различные типы. При этом анатомия их мягких частей четко коррелирует с формой раковин, и мантия и мантийная полость бессмысленны при отсутствии раковины. Эти признаки (мантия и т.п.) должны были развиться уже после появления раковины, но раковина может появиться лишь скачком (сальта-

[1] Немецкий первоисточник: “Der paläontologische Befund lasst eine andere Annahme, als die der explosiven Aufspaltung, nur unter Zuhilfenahme von Hilfshypothesen zu. Er zeigt eindeutig, dass diese sprunghaft erfolgtet.”

цией), потому что лишь так можно реконструировать этот процесс. Таким образом, моллюски могли появиться лишь в результате скачка, в период «филогенетического взрыва», если принять во внимание, к примеру, то, что аннелидоподобная организация несовместима с раковиной. Это также верно для различных классов самих Моллюсков, утверждал Бойрлен.

Филогенетический взрыв создает не только адаптивные типы, но также типы, неспособные адаптироваться к своему окружению. Неадаптивные типы или исчезают с эволюционной сцены, или дают рождение устойчивым или дегенеративным формам, таким как Limulava, Aglaspina, Conularida, Scaphopoda, Ascoceratidae и т.д. (Beurlen 1930, S. 539). Таким образом, Бойрлен приходит к заключению, что филогенетический взрыв – непрямой процесс (Beurlen, 1930, S. 540-541).

Бойрлен, как и Берг, отвергал как дарвинизм, так и ламаркизм. Он критиковал Абеля за принятие ламаркистских эволюционных механизмов[1]. По мнению Бойрлена, «появление новых типов не является результатом определенной адаптации, не является результатом функции», но, напротив, случайным образом создаются формы, представляющие первичную основу для последующих процессов развития и адаптации. Соответственно, вторая эволюционная фаза следует за фазой филогенетического взрыва, идущего под диктатом формы и проявляющегося в рамках уже существующего типа. Эта вторая фаза идет ортогенетически. Как и основатель ортогенеза Хааке, Бойрлен не верил, что эволюция и прогресс – это одно и то же, и утверждал, что ортогенетические циклы могут идти как в прогрессивном, так и в регрессивном направлении. Бойрлен апеллировал к феномену, открытому германским палеонтологом Отто Йекелем (1863-1929), а позже подтвержденному шведским ученым Эриком Стенхё (1891-1984). Они описали дегенерацию костной ткани в хряще, например, круглоротых.

Вновь образовавшиеся типы предназначены эволюционировать в прогрессивном или же в регрессивном направлении. Адаптивно продвинутые типы неизбежно будут прогрессировать, тогда как неадаптивные типы будут деградировать. Согласно этому принципу Бойрлен приходит к заключению, что ортогенетическая эволюция идет «принудительно» и не может покинуть колею,

[1] Ср. с тем, что Ренш называл самого Бойрлена «ламаркистом» (Rensch 1980).

детерминированную «формотипом» (Formtypus), поскольку «каждый формотип имеет лишь определенные заданные возможности для изменения; изменение – это процесс, направленный конкретным типом и с необходимостью приводящий к определенной конечной стадии» (Beurlen, 1930, S. 551)[1]. Кроме того, Бойрлен верил, что фаза ортогенеза характеризуется феноменом, описанным итальянским зоологом Даниелем Роза как «принцип прогрессивной редукции изменчивости», который постулирует прогрессирующее уменьшение изменчивости по ходу эволюции монофилетического таксона (клада). В то же время Бойрен был недоволен самим термином «принцип прогрессивной редукции» и предпочитал формулировку Людвига Плате: «Закон прогрессирующей редукции (уменьшения) амплитуды эволюции». Бойрлен утверждал, что ортогенетическая эволюция является необратимым процессом в том смысле, в котором необратимо онтогенетическое развитие: «Ортогенез протекает не только в рамках определённого исходного типа, но и развитие ортогенетической серии с необходимостью двигается вперёд и обратное развитие ортогенетических серий невозможно» (Ibid, S. 556)[2].

Бойрлен предлагал конкретный механизм, который, по его мнению, может объяснить обе эволюционные стадии (филогенетический взрыв и ортогенез). Отталкиваясь от идеи превосходства онтогенеза над филогенезом, он постулировал метакинез как механизм эволюционного взрыва, тогда как палинкинез объясняет ортогенетическую фазу. Концепция метакинеза был предложена Отто Йекелем, описавшим случаи появления новых признаков на очень ранних стадиях онтогенеза, которые, однако, в филогении появляются у взрослых форм лишь значительно позже. Например, таким путем Orthoceras эволюционировали в Nautilus. Бойрлен соединил идею взрывного развития в филогении с внезапными изменениями на ранних стадиях онтогенеза. Не ясно, утверждал

---

[1] Немецкий источник: "Jeder Formtypus hat eben nur bestimmte Umbildungsmöglichkeiten; die Umbildung ist zwangslaufig auf ein durch den zugrunde liegenden Typus bestimmtes Endstadium gerichtet."

[2] Немецкий источник: "Darüber hinaus aber erlaubt dieses Gesetz die Feststellung, daß die Orthogenese nicht nur zwangslaufig innerhalb des bestimmten Grundtypus verharrt, sondern daß die Entwicklung orthogenetischer Reihen unbedingt vorwarts schreitet, dass keine rucklaufige Entwicklung orthogenetsischer Reihen möglich ist."

он, что именно вызывает такие внезапные изменения в онтогенезе, хотя можно предположить, что действие внешней среды модифицирует обменные процессы (Ibid, S. 570). Эти первичные модификации ненаправлены, и лишь последующая эволюция определит их адаптивную ценность. Бойрлен также отмечал, что появление «разделения на полости» у головоногих моллюсков не позволило им развиться в быстрых пловцов, моллюски развивалась по законам филогении и под воздействием внешней среды. Дальнейшая адаптация головоногих к водной среде была процессом, независимым от первоначальной стадии. В этом смысле последующая ортогенетическая стадия будет управляться другим эволюционным механизмом, который Бойрлен называл палингенезом.

Бойрленовский палингенез «означает, что особь повторяет онтогенез своих родителей, то есть что каждое успешное поколение приходит к конечной стадии по тому же пути [как и его предки]» (Ibid, S. 571). Другими словами, палингенез означает, что онтогенез повторяет онтогенез предков. В отличие от геккелевского «онтогенез повторяет филогенез», палингенез не является универсальным законом, поскольку метакинез отвечает за филогенетические взрывы. Однако метакинез – исключительный случай онтогенеза, поскольку в норме онтогенез идет палингенетически, сохраняясь тем самым как базовый механизм ортогенеза: «Таким образом, основным типом ортогенеза является палигенетическая форма онтогенеза» (Ibid, S. 573). Следовательно, в теории Бойрлена палингенез – причина и главное объяснение ортогенеза (Ibid, S. p. 574).

Бойрленовская теория сильно повлияла на одного из наиболее известных представителей ортогенеза после Второй Мировой войны, **Отто Генриха Шиндевольфа (1896-1971)**. Шиндевольф был наиболее влиятельным палеонтологом в послевоенной Германии, и его теория эволюционных изменений доминировала в германской палеонтологии (Reif, 1993). Шиндевольф учился в университетах в Гёттингене и Марбурге, где получил докторскую степень под руководством Рудольфа Ведекинда (1883-1961), палеонтолога, который применял статистические методы для анализа окаменелостей. Шиндевольф преподавал в Марбурге, пока в 1927 г. не переехал в Берлин, где поступил на факультет палеозоологии в Прусский геологический институт (Preussische Geologische Landesanstalt). В 1933 г. он стал директором этого института. После Второй мировой войны Шиндевольф в течение короткого периода времени был профессором палеонтологии в университете им. Гум-

больдта в Берлине (1947), но через год получил кафедру геологии и палеонтологии в Тюбингенском университете, которой руководил до 1964 г.. Шиндервольф умер в 1971 г. и сохранил работоспособность до конца жизни.

Шиндевольф был сторонником комплексного подхода к эволюции, охватывающего сальтационную теорию (теорию скачков), ортогенез и типологию. Типология была для Шиндевольфа отправной точкой для дальнейших морфологических исследований. В статье от 1962 г. он жаловался на падение влияния типологии/идеалистической морфологии, которая неоправданно обвинялась в субъективизме в морфологии. По мнению Шиндевольфа, именно дарвинисты превратили морфологию в неустойчивое строение из временных гипотез: «Старая морфология[1] была объективной и свободной от гипотез, то есть руководствовалась сравнительным исследованием форм с максимально возможной объективностью. Филогенетический же подход ввел в морфологию сильные субъективные элементы» (Schindewolf, 1962, S. 60).

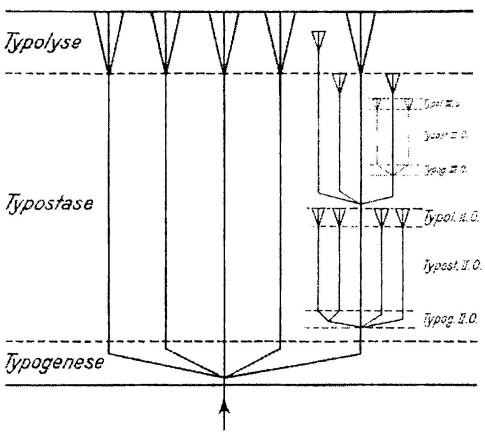


Рис. 5. *По Шиндевольфу, эволюционный процесс схематически подразделяется на три филетические фазы: типогенез, типостаз и типолиз. На фазе типогенеза появляется Bauplan (план строения) нового таксона, который затем разделяется на подтипы. Они остаются неизменными на время типостаза. На геологически непродолжительной фазе типолиза подтипы теряют свою самоидентичность и подвергаются дегенеративному расщеплению (по:* Schindewolf, 1964, p. 89*).*

Шиндевольф предлагал такое определение видов, которое можно было бы применить к классификации ископаемых останков: «Виды – это группы особей, кото-

[1] Под «старой» подразумевается «додарвиновская».

рые совпадают по совокупности своих типических признаков и показывают лишь незначительную и плавную изменчивость в смежных по пространству/времени популяциях» (Schindewolf, 1962, S. 67). Этим определением он провозглашал приоритет морфологических методов в палеонтологии. Основываясь на историческом и логическом приоритете морфологии, Шиндевольф создал теорию «типостроф» (рис. 5). Теория основывается на комбинации ортогенетических и сальтационных принципов, а также на идее цикличности (Reif, 1986). Цикличность в данном случае означает, что эволюция проходит через ряд сравнительно автономных циклов. Внутри основного цикла некоторые морфологические формы заменяют одна другую в ходе времени, представляя различные стадии развития определенного типа (Schindewolf, 1956). Шиндевольф разделил эволюционное развитие на три последовательные стадии, которые отличались по скорости и другим важным характеристикам: типогенененез (типострофизм), типостаз и типолиз. Следуя по стопам Бойрлена, Шиндевольф определял типогенез как внезапное, ненаправленное и взрывное появление нового типа (обычно нового отряда или даже класса), приводящее к быстрым и ненаправленым изменениям на очень ранних стадиях онтогенеза, которые затем – по ходу поколений – приводят к изменениям у взрослых организмов. Шиндевольф называл этот процесс протерогенезом (Schindewolf, 1936, S. 26, 101) и подчеркивал, что в противоположность дарвинистскому градуализму этот подход очень близок к простому описанию того, что «на самом деле» можно увидеть в ископаемых останках (Schindewolf, 1952). «Развертывание» типа – это направленный и необратимый процесс. Этот процесс не зависит от локального окружения и управляется внутренним потенциалом данного типа (Schindewolf, 1947, S. 370). Таким образом, эволюция рассматривается как автономный процесс. Эта позиция привела его к теории эволюции, в рамках которой вопрос возникновения типов никогда серьезно не обсуждался, и Шиндевольф не был в состоянии объяснить механизм появления новых «планов строения». Новые типы появляются благодаря параллельным девиациям во множестве особей. По Шиндевольфу, ни ламаркистские, ни дарвиновские объяснения не могут быть достаточны для понимания эволюционного процесса. Типогенетический «взрыв» своим появлением может быть обязан физическим или химическим свойствам окружающей среды, приводящим к радикальному ускорению мутабильности оп-

ределенных групп организмов (Schindewolf, 1936, S. 93). Шиндевольф допускал возможность существования особых механизмов мутаций и выделял теорию Ричарда Гольдшмидта о макромутациях («перспективные монстры»). Однако эта концепция играла лишь вторичную роль в теории Шиндевольфа, и в своих поздних публикациях он отказался от нее (Schindewolf, 1969, S. 10). Типостаз – это вторая стадия, которая характеризуется медленным прогрессивным развитием нового типа, идущим благодаря естественному отбору, который Шиндевольф сводит до второстепенного эволюционного механизма (Rensch, 1980) ответственного за появление незначительных адаптаций в «планах строения» и действующего в рамках морфогенетической заданности. Под давлением таких ограничений эволюция типов на фазе типостаза идет ортогенетички, хотя Шиндевольф исключал все финалистские имистические объяснения ортогенеза (Schindewolf, 1950, S. 319-321). Третья фаза (типолиз) – это стадия угасания типа. На этой стадии организмы становятся чрезмерно специализированными, и это приводит к дезинтерграции типа. Угасание предопределено внутренними законами и схоже со старением отдельных особей (Schindewolf, 1956).

Теория Шиндевольфа была довольно описательной, хотя и выражалась в экзотической терминологии. Его возражения против дарвинизма также основывались на прямом сравнении основных утверждений (например, тезиса градуальности с тем, что он наблюдал как палеонтолог. Хотя Шиндевольф обращался к термину ортогенез лишь при описании второй фазы, можно сказать, что направленная эволюция типа, следующая за филогенетическим взрывом, идет ортогенетически, потому что направленность его эволюции (включая его потенциальное увядание) программируется на фазе типогенеза.

Итак, в первой половине XX века ортогенез достиг концептуальной зрелости. Это была не второстепенная концепция, то здесь, то там всплывающая в работах разных авторов, но последовательно развивающаяся и имеющая эмпирическую основу научная теория. Это особенно хорошо видно в немецкоязычных странах, где ортогенез, поддерживаемый очень сильной типологической традицией, сохранял значение даже в послевоенную эпоху (благодаря огромному влиянию Шиндевольфа). Множество приверженцев ортогенеза в различных странах были прекрасно

осведомлены о работах друг друга, как видно по взаимному цитированию, хотя они разрабатывали значительно отличающиеся теории. Все они апеллировали к Хааке, Эймеру или Нэгели как к основателям традиции и при разработке своих собственных концепций в той или иной степени опирались на представления пионеров направленной эволюции. Порой мы имеем дело с настоящими научными школами, когда идея ортогенеза передавалась от учителя к ученику, как в случае Хеннига, Бойрлена и Шиндевольфа, Копа и Осборна, или Долло и Абеля. Однако существует несколько подходов к проблеме направленной эволюции, которые не совпадают с традицией, начатой Хааке. Ниже мы кратко обсудим эти особые случаи.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ ПРОГРАММА ВИКТОРА ЙОЛЛОСА

Йоллос, возможно, был единственным биологом, который подошел к проблеме ортогенеза экспериментальным путем. Он родился в 1887 г. в Одессе, предположительно в еврейской семье, хотя в своей автобиографии он указывает, что принадлежал к евангелической церкви[1]. Однако в этом не было ничего необычного. Другой российский приверженец ортогенеза, Лев Берг, тоже имел еврейское происхождение и тоже присоединился к протестантам, чтобы преодолеть черту оседлости. Когда Йоллосу было три года, его семья переехала в Германию. Он вырос и получил образование в Германии, но остался гражданином России. Йоллос изучал биологию и естественные науки в университетах Мюнхена и Берлина и получил свою докторскую степень на философском факультете Мюнхенского университета за диссертацию по Dinoflagellates (микроскопические жгутиковые простейшие). Затем он в течение короткого времени работал в лаборатории простейших в институте Роберта Коха в Берлине, затем в Биологическом институте при Мюнхенском университете (1910-1912), а после – опять в институте Коха в качестве «ассистента по инфекционным болезням», где позже стал заместителем заведующего лабораторией простейших (1914). Однако 1 сентября 1914 г. ему пришлось покинуть институт, потому что началась Вторая Мировая война, а Йоллос еще оставался гражданином

[1] Archiv der HU Berlin, Phil. Fak. 1238, Bl. 4V.

России. В этой ситуации он решил поступить на медицинский факультет Берлинского университета и в 1918 г. сдал «государственные экзамены» (равняется диплому) по медицине[1]. Эта медицинская квалификация давала ему возможность сотрудничать с клиникой Шаритэ и с Институтом экспериментальной терапии им. Кайзера Вильгельма (Берлин), параллельно работая в Институте биологии им. Кайзера Вильгельма, где в 1920 г. он стал ассистентом[2]. Как подчеркивал сам Йоллос, его исследовательская работа в те годы была сосредоточена на простейших и их генетике. Его габилитация под названием «Экспериментальные исследования простейших» была посвящена анализу вариабельности и наследственности у изолированных линий *Paramecium caudatum и P. aurelia.* В 1921 г. Йоллоса избрали приват-доцентом Берлинского университета им. Фридриха Вильгельма (ныне Университет Гумбольдта в Берлине), и в 1930 г. он стал внештатным профессором. Но уже 7 сентября 1933 г., через девять месяцев после того как Адольф Гитлер стал канцлером Германии, Йоллоса уволили за его «неарийское» происхождение.

Чтобы избежать дальнейших преследований, в 1933 г. Йоллос эмигрировал в Великобританию (Эдинбург), а позже в США (университет Мэдисон, штат Висконсин), где продолжил свои экспериментальные исследования (Deichmann, 1996, S. 19). После этого он сделал ещё несколько попыток занять подходящую должность, которые не увенчались успехом, хотя «его научные достижения были хорошо известны и оценены по достоинству в Соединенных Штатах» (Deichmann, 1996, S. 20). Проведя в нищете последние годы своей жизни, он скончался в 1941 г. от сердечного приступа.

Возможно, пытаясь адаптироваться к англо-саксонскому научному миру, Йоллос, который сделал себе имя в Германии, изучая простейших, сосредоточил свои ортогенетические эксперименты на дрозофиле. Подводя теоретическую базу под результаты своих экспериментов, Йоллос обнаружил несколько типов фенотипически выраженных трансформаций. Первый тип он назвал *модификации*, то есть ненаследуемые фенотипические изменения. Вторым типом были явно наследуемые *мутации* и рекомбина-

---

[1] Archiv der HU Berlin, Phil. Fak. 1238, Bl. 4L+5V.

[2] По Дитриху (1996), Йоллос стал ассистентом в 1919 года

ции. Промежуточной стадией между мутациями и простыми модификациями были так называемые *длительные модификации*.

Для объяснения этого феномена Йоллос предположил, что существуют три фактора, определяющие фенотип (Jollos, 1934): 1. Совокупность всех хромосом в ядре; 2. субстрат, в котором происходит взаимодействие генов, то есть цитоплазма или *плазма*; 3. факторы внешней среды. Три типа трансформаций, упомянутые выше, соответствуют этим трем факторам.

Мутации происходят из-за изменений в одном гене (генные мутации), хромосомах (транслокации, инверсии, делеции, дупликации) и геномах (полиплоидия, и т. д.). Модификации объясняются воздействием внешней среды. И, наконец, *длительные модификации* своим появлением обязаны цитоплазматической наследственности (длительные модификации *sensu stricto*), пластидам и другим подобным структурам в цитоплазме.

Длительные модификации наблюдались в основном у простейших *(Paramaecium, Arcella, Actinophrys*) (Jollos, 1913, 1921, 1924, 1934), но также и у многоклеточных (*Drosophila*) (Jollos 1932, 1935). Длительные модификации не обладают такой же устойчивостью, как мутации, и в отсутствие генетических изменений исчезают через некоторое время после смены ряда поколений. Длительные модификации исчезают быстрее из-за изменений окружающей среды (температура, пища) (Jollos, 1935). Исчезающие длительные модификации можно отличить от обратных мутаций по медленному и закономерному характеру их исчезновения.

Плазматическая наследственность – основной термин у Йоллоса, объединяющий все клеточные элементы за исключением ядра. Плазматическая наследственность включает цитоплазматическую наследственность и наследственность через автономные клеточные органеллы, такие как пластиды, блефаропласты или макронуклеусы инфузорий. Длительные модификации не следует смешивать со «слабыми мутациями» Людвига Плате (Levit, Hossfeld, 2006), потому что они никогда не переходят в мутации, а также не влияют на скорость мутирования (Jollos, 1935). Йоллос четко разграничивал длительные модификации и «направленные мутации» и показывал эту разницу экспериментально (напр., Jollos, 1930; 1931).

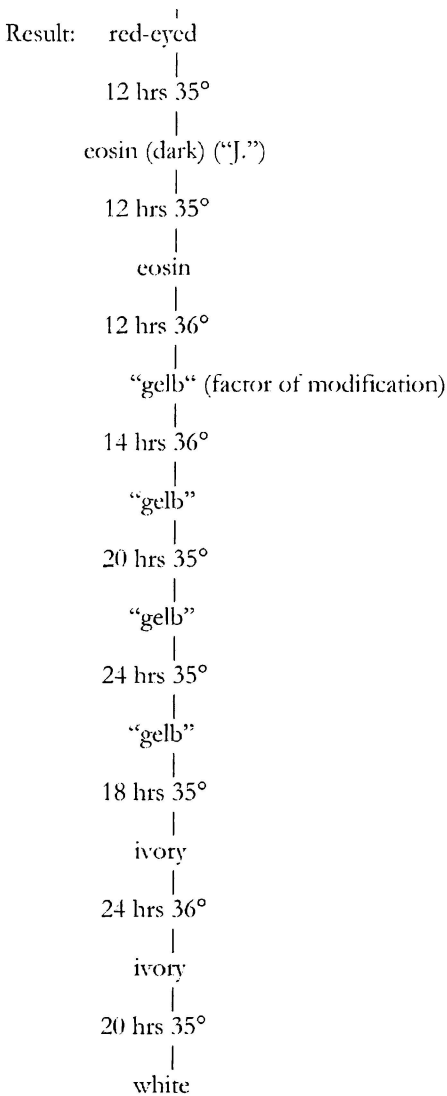
В своих программных статьях, написанных, когда он был еще в Германии, Йоллос задавался вопросом, «являются ли мутации абсолютно случайными» или же длительное воздействие опреде-

ленных факторов внешней среды будет вызывать мутации в определенном направлении (Jollos, 1931). Чтобы ответить на этот вопрос, Йоллос применял то, что он называл «методом Гольдшмидта». Он помещал 12-20 пар дрозофил на среду, приготовленную на основе сиропа и кукурузы с добавлением дрожжевого экстракта, и давал им отложить яйца при температуре 25C° в течение 48 часов. Эта процедура повторялась много раз, чтобы получить множество пробирок с яйцами от одних и тех же родителей. После этого он выдерживал яйца возрастом 5-6 дней при температурах около 35-37C° в течение 15-23 часов, и затем помещал их обратно в «нормальные» 25C°. Многие яйца не выдерживали таких экстремальных температур, а многие выжившие становились стерильными. Несмотря на это, 50000 экспериментальных насекомых дали больше чем 100 мутаций в F1 и F2, по сравнению только с одной мутацией у 250000 контрольных насекомых. Результаты, полученные в экспериментах с дрозофилами (флоридская дикая линия, гомозиготная), обобщены на рис. 6 (по Jollos, 1931).

Как сообщал Йоллос, в этих экспериментах он никогда не наблюдал обратные мутации от бледных до темных глаз. Он также никогда не наблюдал прямой переход от дикого типа к бледному (pale-eosin). По этим линиям он пришел к заключению, что различные аллели «белых» серий, появляющиеся случайным образом при хаотических условиях внешней среды, показывают четко различимую направленность в контролируемых условиях.

Подобные результаты были получены также в экспериментах с „ebony (sooty)“ геном (геном смуглости). При высокотемпературном шоке (35-36C°) появлялись мутации с посветлевшим щитком. Скрещивания этой мутации с типично „sooty“ линией американского дикого типа показали, что индуцированная мутация была «очень слабая sooty». При дальнейшем высокотемпературном воздействии на «очень слабую sooty» (s1) «слабая sooty» (s2) проявилась с более тёмным черном щитком. Линии s1 и s2 без дальнейшего воздействия показали постоянство признаков. Однако возобновление высокотемпературного воздействия на s2 порождало типичных «sooties» без отличий от линии дикого типа «sooties». Подвергшиеся воздействию s3 «sooties» затем переходили в конечную стадию стабильно наследуемой «ebony» (рис. 6).

История W-7
Первоначальная линия: Флоридская дикая линия (гомозиготная)
Время и тип воздействия: 12 часов, 37C



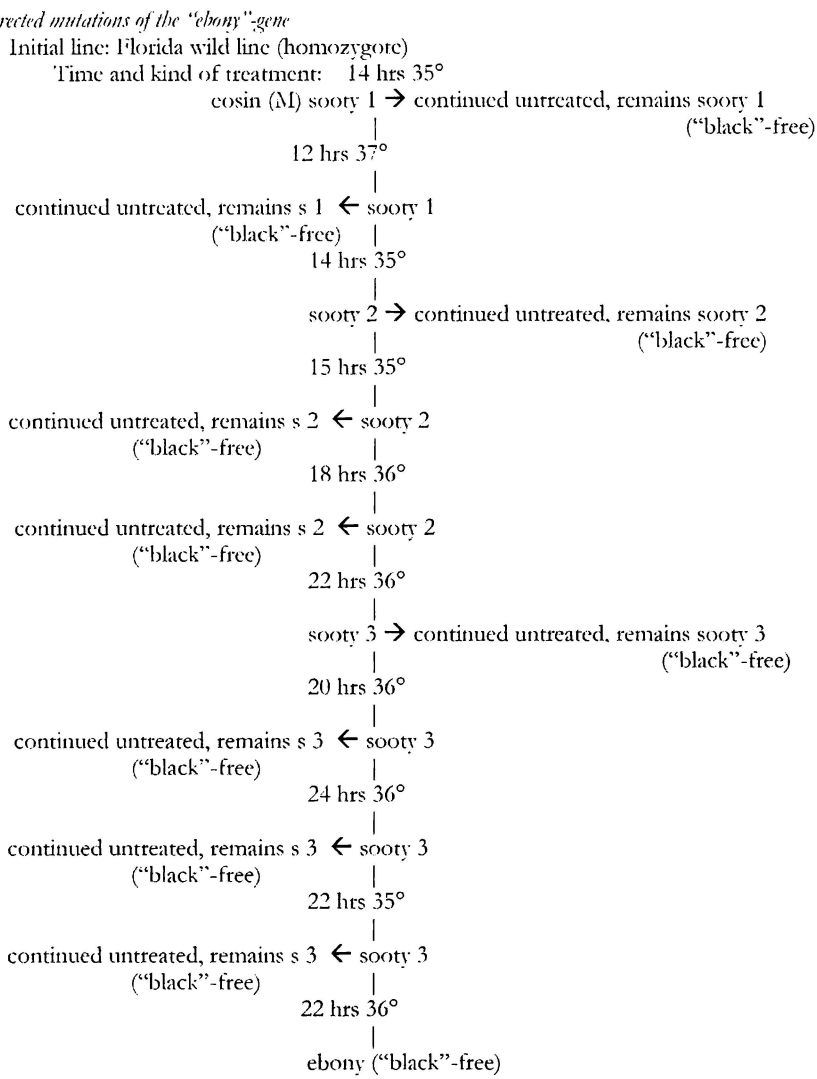


Рис. 6. *Эксперименты Йоллоса, показывающие ортогенетические мутации.*

После серии аналогичных экспериментов Йоллос пришел к заключению, что в этом случае мы также сталкиваемся с «направленными мутациями». Хотя «направленность» в данном случае не оз-

начает «адаптивность», то есть «направленность» в ламаркистском смысле. При постоянном воздействии окружающей среды можно наблюдать серии мутаций, идущие в направлении усиления определенного признака (Jollos, 1931).

Йоллос был убежден, что его описание неадаптивных направленных мутаций было важным вкладом в разрешение проблемы ортогенетических циклов, и, следовательно, в примирение генетиков и палеонтологов, которые, по утверждению Йоллоса, убедительно показывали существование феномена ортогенеза. Неадаптивные направленные мутации особенно хорошо подходят для объяснения затухающих ортогенетических циклов, которые можно проиллюстрировать на примере эволюции скелета конечностей у лошадей. В то же время Йоллос был далек от идеи, что его эксперименты могут объяснить весь круг проблем ортогенеза. Напротив, длительные модификации нельзя использовать для объяснения ортогенеза, потому что нет взаимозависимости между мутациями и длительными модификациями. К тому же Йоллос показал, что длительные модификации подвергаются реорганизации через «чужеродные геномы» и, следовательно, «ограниченная наследственность» не способна объяснить как адаптивный, так и ортогенетический феномены. Вместе с тем Йоллос чувствовал, что он опроверг гипотезу, сформулированную американским зоологом Эрнстом Эвереттом Джастом (1883-1941), который пытался объяснить адаптацию через цитоплазматическую наследственность (Just, 1933)[1].

Таким образом, неадаптивные направленные мутации Йоллоса объяснялись детерминированной *последовательностью* определенных аллелей. Причём невозможно объяснить эти последовательности морфологическим давлением, потому что в примерах Йоллоса нет морфологических запретов на определенный цвет глаз. Кроме того, все цвета в эксперименте одинаково возможны и лишь следуют в определенном порядке. В этом заключается принципиальное методологическое отличие между Йоллосом и основной тенденцией представителей ортогенеза, например, Хааке, Бойрлена и Шиндевольфа, а именно, у них направленная сила исключает множество структурных возможностей, противоречащих

[1] Параллель между концепциями Йоллоса и Ричарда Гольдшмита была проведена М. Дитрихом (Dietrich, 1996). Однако, это выходит за рамки нашей статьи.

первоначальному плану тела. Йоллос, напротив, описывает последовательности мутаций, и именно направленность этой последовательности определяет ортогенетические циклы, а не множество нереализованных возможностей.

НАПРАВЛЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ В МАСШТАБЕ ПЛАНЕТЫ: ТЕЙЯР ДЕ ШАРДЕН И ВЛАДИМИР ВЕРНАДСКИЙ

Хотя французский палеонтолог и священник-иезуит Пьер Тейяр де Шарден (1881-1955) и русский геохимик В. И. Вернадский (1863-1945) были людьми разных поколений, в 1920-х гг. они стояли на сравнимом уровне научной зрелости в том, что касалось развития их теорий биосферы-ноосферы. Вернадский впервые представил свои взгляды на биосферу в систематическом виде, когда в 1926 г. опубликовал «Биосферу» (Вернадский, 1926), хотя сам термин «биосфера» он начал использовать намного раньше (1911). В своих «Очерках геохимии» (Вернадский, 1994), лекциях, написанных в Петрограде (Санкт-Петербург) в 1921 г., Вернадский использовал оба самых важных термина своей теории: «живое вещество» и «биосфера», хотя первое развёрнутое определение биосферы он дал в 1923 г. (Vernadsky, 1923). В то же самое время (1921) Тейяр впервые использовал термин «биосфера» в своем «Лике земли» (Grinevald, 1996). В 1938-1940 гг. Тейяр написал одну из своих основных работ «Феномен человека» «*Le phenomene humain*») (Teilhard, 1955), где представил концепции как биосферы, так и ноосферы. Одновременно (1936-1938) Вернадский написал «Научная мысль как планетное явление» (Вернадский 1997), где использовал ту же терминологию. Оба ученых заимствовали термин «биосфера» из работ австрийского геолога Эдуарда Зюсса (1831-1914) (Suess, 1875). Развивая идеи Зюсса, они вышли за границы описательных естественных наук и попытались создать всеобъемлющие теоретические системы, включающие элементы философии, социальных наук и авторских интерпретаций эволюционной теории. Главная цель обоих теоретиков тоже была сходной: доказать «неслучайный» характер биоты Земли, создав глобальную теорию жизни. Оба мыслителя пытались встроить различные сегменты науки того времени в интегрированную картину.

Примечательно, что оба ученых вывели глобальные теоретические обобщения из описательных естественных дисциплин и обладали сходным уровнем научных познаний. Тейяр был профессором геологии в Католическом институте Парижа и был известен как иезуитский священник, палеонтолог и палеоантрополог. Вернадский одно время также был профессором минералогии в Московском университете, по профессии – геолог и кристаллограф, получивший известность как основатель биогеохимии. Более того, оба ученых были лично знакомы и оказали влияние друг на друга. Кендэлл Бэйлс (Bailes, 1990, p. 162) сообщал, что Тейяр и его близкий друг, французский философ Эдуард Леруа (1870-1954), посещали лекции Вернадского в Сорбонне в 1920-х гг. Биогеохимические идеи Вернадского оказали влияние на Эдуарда Леруа, и он много раз его цитировал (напр., Le Roy, 1927, pp. 142, 143, 159, 163). Тейяр также цитировал Вернадского в связи с концепцией биосферы. Сам Вернадский писал, что Тейяр де Шарден и Эдуард Леруа разработали теорию ноосферы, основанную на его биогеохимической теории биосферы (Вернадский, 1965). Вернадский, в свою очередь, заимствовал термин «ноосфера» из лекций, изучения трудов и общения с Леруа. Гриневальд пишет: «Оба ортодоксальных католических мыслителя (Тейяр де Шарден и Леруа) обсуждали друг с другом новую научную идею биосферы и, в сотрудничестве с русским ученым, Владимиром Вернадским, впоследствии в Париже, разработали представление о ноосфере» (Grinevald, 1996).

Хотя Тейяр апеллировал к понятию ортогенеза, в то время как Вернадский никогда не использовал этот термин, оба они рассматривали эволюцию как направленный процесс:

«Жизнь... – это контролируемый (dirigée) процесс» (Teilhard, 1961, p. 151).Мы воспринимаем эволюционный процесс в геологической истории как направленный процесс» (Вернадский, 1965, с. 193).

Направленность эволюции означает, в обоих случаях, движение от примитивных (рудиментарных) форм жизни и сознания к более продвинутым формам. В обоих случаях направленность гарантируется контролирующей инстанцией более высокого порядка, а именно биосферой. В то же время есть ключевые моменты, по которым их концепции отличаются (Levit, 2000).

В теоретической системе Вернадского концепция биосферы необходима для созданной им новой области науки – *биогеохимии.*

Биогеохимия изучает геологические проявления жизни и рассматривает биохимические процессы в живых организмах в связи с их воздействием на геосферу. Вернадский утверждал, что ни живые организмы сами по себе, ни окружающая их среда, рассматриваемая сама по себе, не являются специфическими объектами биогеохимии. Биогеохимика, в первую очередь, интересуют циклические процессы обмена химических элементов между живыми организмами и окружающей их средой. Для того чтобы определить эту специфическую геологическую область как поле исследований только что созданной им науки, биогеохимии, Вернадский и ввел свой концепцию *биосферы*. Биосфера Земли, по Вернадскому, представляет собой геосферу, занятую и организованную жизнью, и таким образом может рассматриваться как геологическая оболочка. Рассматривая живое вещество с биогеохимической точки зрения, Вернадский (Вернадский, 1994) пришел к заключению, что химический состав разных видов не отражает химический состав окружающей их среды, но, напротив, живое вещество определяет геохимическую историю почти всех элементов земной коры в процессе создания подходящей для себя окружающей среды. Таким образом, живое вещество преобразует биосферу в саморегулирующуюся систему. Биосфера описывается как система динамического равновесия (например: Вернадский, 1965, с. 238). Необходимо заметить, что гипотеза, в настоящее время известная как 1-й принцип Геи по атмосферной регуляции (Lovelock, Margulis, 1974), на самом деле была введена Вернадским на основе его биогеохимических изысканий за 50 лет до Лавелока.

Итак, Вернадский утверждал, что эволюция биосферы – направленный процесс. Направленность эволюции выражается, в первую очередь, в ускорении биогенной миграции атомов: «Согласно второму биогеохимическому принципу, эволюция видов живого вещества должна идти в определенном направлении, увеличивающем биогенную миграцию атомов в биосфере, т.е. должна иметь направленность» (Вернадский, 1965, с. 272). Вернадский рассматривал второй биогеохимический принцип как геохимическую версию дарвиновского принципа естественного отбора и полагал, что таким образом эволюция видов превращается в эволюцию биосферы (Колчинский, 1990, с. 35-37). Последняя стадия эволюции биосферы – это ноосфера, то есть стадия, на которой человеческое сознание становится неотъемлемой частью биосфе-

ры и постепенно, но закономерно берет биосферу под контроль. Поэтому правильней говорить о теории биосферы и ее переходе в ноосферу. Вернадский рассматривал эволюцию как биосферный (глобальный) феномен, и, следовательно, можно считать, что все ключевые эволюционные события обладают своей специфической функцией в рамках этого более глобального процесса.

Тейяр де Шарден применял своего рода математический подход для анализа жизненных процессов, экстраполируя прямую линию в системе координат из области положительных значений в область отрицательных значений. Он начал на атомном уровне и сделал попытку представить ситуацию таким образом, как если бы так называемый принцип Дана[1] в мире живого был особым случаем более основополагающего принципа эволюции материи. Эволюция начинается с элементарных частиц, которые появляются «внезапно» и с самого начала проявляют «гранулярные» свойства вещества (Teilhard, 1961, p. 49). «Гранулированное» и еще единое вещество включается в более комплексные формы и, таким образом, с самого начала подчиняется «высшему биологическому закону». Вселенная является «закрытым объемом», в котором не может появиться ничего, до того не существовавшего. Когда материальное тело движется со скоростью, сравнимой со скоростью света, корреляция между массой и скоростью становится значимой. В повседневной жизни эта корреляция незаметна, но это не означает, что мы в нашей повседневной жизни нарушаем законы относительности. По аналогии, очевидное наличие осознания или «внутреннего мира» у человеческих существ показывает, что это свойство, по терминологии Тейяра «внутреннее вещей», должно быть свойственно материи в целом. Под видимостью инертной материи «биологический закон» существует и существовал с самого начала. Это означает, что начало «биологии» и начало первичного гранулированного мира совпадали. Другими словами, Тейяр пред-

---

[1] Американский геолог и зоолог Джеймс Д. Дана (1813-1895) заметил, что по ходу геологического времени определенная часть обитателей планеты приобретала все более и более усложнявшуюся центральную нервную систему. Дана сформулировал принцип следующим образом: «повышающаяся централизация высших уровней, и все меньшая концентрация подчиненных уровней... Такая централизация буквально является цефализацией» (Dana, 1852, pp. 1396-1397). Необратимость цефализации была ключевым фактом как для Вернадского, так и для Тейяра де Шардена.

полагал, что жизнь – это вечный, постоянный феномен, потому что каждый одиночный атом содержит рудиментарную форму жизни («внутреннее вещей»), свойственную всей материи. Появление земной жизни есть только местное проявление универсального космического процесса, поскольку «весь мир претерпевает нечто вроде обширного онтогенеза» (Тейяр, 2003, с. 32) Благодаря этому «внутреннему» живое вещество с самого начала проявляло свойства самоорганизующейся материи. Протобиосфера с самого начала была взаимосвязанной системой, а живая оболочка Земли – поверхностью организованной цельности. Физическая, внутренняя сторона материи, однако, направляет материю дальше к высшим уровням организации, которые достигают высшей точки в конце эволюционного процесса. Это окончание является внешним для самой эволюции. Биосфера Земли трансформируется в ноосферу, которая продвигаясь по пути концентрации сознания сольётся с так называемой *точкой Омега*. В отличие от Вернадского, который показывал холистическую природу биогеохимических циклов, Тейяр лишь декларировал единство биосферы и не приводил научных аргументов в поддержку этого утверждения.

Следовательно, хотя оба ученых использовали одинаковую терминологию и частично одинаковые эмпирические данные, выводы Вернадского о направленном характере эволюции биосферы следовали из его научной биогеохимической исследовательской программы, тогда как тейяровская концепция биосферы-ноосферы в основе своей является теорией с элементами мистики. Тем не менее, основная идея о главенствующей роли биосферы в эволюции как целостной сущности декларировалась обеими теоретиками.

Теория Вернадского была лишь началом всесторонних глобальных исследований, включая биогеохимию и различные версии теории биосферы, предложенные, например, Г.А. Заварзиным (напр., Zavarzin, 1997, Заварзин, 2003), английским изобретателем Джеймсом Лавелоком и американским микробиологом Линн Маргулис (e.g., Lovelock, 1986, 1996, Lovelock, Margulis, 1974, Margulis, 1996), а также немецким геомикробиологом Вольфгангом Крумбайном (Krumbein, Schellnhuber, 1992).

Хотя, когда речь идет о направленности эволюции, современные сторонники глобального подхода не так однозначны, как Вернадский, они все же поддерживают в общей форме идею о том, что биосфера – это динамичная, саморегулирующаяся система, эволюционирующая по своим собственным законам (Колчинс-

кий, 1990). По версии, представленной, например, Заварзиным (1997, 2003), филогенетически независимые прокариоты лежат в основе функционирования биогеохимических циклов биосферы: «основная биогеохимическая машина планеты катализируется прокариотами, которые составляют необходимое и достаточное функциональное разнообразие для ее работы» (Заварзин, 2003). Это означает: 1. жесткий монофилетизм, пропагандируемый дарвинизмом, нельзя применять к ранним стадиям эволюции биосферы; 2. эволюция носит кумулятивный характер («новое» + «старое», а не «новое» взамен «старого»); 3. Биосфера работает как хорошо сбалансированная система функционально дополняющих друг друга организмов и обычные эволюционные законы (такие как естественный отбор) работают лишь на низовом уровне этой системы: «Однако в иных масштабах эволюция основывается не на конкуренции видов, а на взаимодействии их в кооперативных сообществах. Значит, в большой системе она лежит вне дарвиновской области происхождения индивидуальных компонентов, а в анализе развития системы» (Заварзин, 2003). Иными словами, эволюция на биосферном уровне может рассматриваться как идущая по не-дарвиновским (а не анти-дарвиновским) законам. Направленная эволюция (если таковая имеет место) биосферы, в отличие от классического ортогенеза, не будет противоречить синтетическому дарвинизму как теории биологической эволюции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ЭПИЛОГ

Термин «ортогенез» был введен в 1893 г. Вильгельмом Хааке, который, в свою очередь, опирался на идеи Карла фон Нэгели (1884) и Теодора Эймера (1888). Эймер позже (1897) заимствовал термин Хааке и популяризировал его. Впоследствии концепция ортогенеза была развита международным сообществом ученых, которые, в большинстве случаев, хорошо знали работы своих предшественников и к тому же оказывали влияние друг на друга. В немецкоговорящем мире позиции ортогенеза были особенно сильными. Это связано с общей сильной оппозицией дарвинизму и синтетическому дарвинизму в Германии даже после Второй мировой войны. Эрнст Майр (Мауг, 1999) по этому поводу рассказывал

о «Филогенетическом симпозиуме» в Гамбурге (1956)[1], где он излагал основные принципы СТЭ и где «все присутствующие (за исключением генетика инициалы Г. де Латтина) возражали против синтеза». Ортогенез был частью этой широкой оппозиции. Заключение Попова (Попов, 2005) о том, что различные ортогенетические концепции развивались, в основном, независимо друг от друга, не соответствует реальному ходу становления этого теоретического направления. Научный ортогенез – это продукт вполне взаимосвязанных исследований международного научного сообщества.

Принимая во внимание его историю, ортогенез в широком смысле слова можно определить как концепцию внутренних или внешних ограничений, канализирующих изменчивость таким образом, что эволюция будет направляться в определенном, теоретически объяснимом и, следовательно, предсказуемом направлении. В более узком смысле, сторонником которого был сам Хааке и некоторые другие теоретики (например, Эймер, Осборн, Бойрлен, Шиндевольф) ортогенез означает, что существуют ограничения, чаще всего различного рода структуры на организменном уровне (генетические, морфологические, онтогенетические), которые предрасполагают живые существа изменяться лишь в определенных направлениях. В большинстве теорий ортогенез противопоставлялся идее эволюции как процессу непосредственной и непрерывной адаптации организмов к окружающей среде, хотя строгой логической необходимости для того, чтобы ортогенетическая эволюция была неадаптивной, не существует. Точнее будет сказать, что ортогенез подразумевает существование в эволюции трендов, которые можно рассматривать как неадаптивные, принимая во внимание непосредственные нужды организмов.

Оба определения означают, что есть различные уровни, для которых может быть описана направленность эволюции. Как мы показали, ортогенез исторически складывался (и теоретически осмыслялся) на четырех основных структурных уровнях: молекулярно-генетическом (Плате, Йоллос), клеточном (Хааке), морфологическом (Бойрлен, Шиндевольф) и биосферном (Тейяр де Шарден, Вернадский). Некоторые теоретики пытались объеди-

[1] «Филогенетический симпозиум» (1956) был основан как ежегодное мероприятие Куртом Коссвигом (1903-1982), Вольфом Герре (1909-1997) и Адольфом Ремане (1898-1976) (Kraus, Hossfeld, 1998).

нить различные уровни ортогенетических ограничений в своих теориях. Так, Берг в своем номогенезе постулировал как молекулярно-генетические (выраженные в направленных мутациях), так и морфологические ограничения.

Существует множество гипотез механизмов ортогенеза. Ранние сторонники ортогенеза (Хааке, Эймер) стояли в оппозиции к вейсмановскому неодарвинизму и были тесно связаны с неоламаркизмом, хотя уже в то время ламаркизм не рассматривался достаточным для объяснения ортогенеза. Например, Хааке объяснял ортогенез структурными характеристиками «плазмы», а адаптации описывал в терминах аккумуляции приобретенных признаков, но это не означает, что ортогенез объяснялся в терминах ламарковской наследственности. Некоторые поздние ортогенетические теории (Шиндевольф) недвусмысленно дистанцировались от ламаркизма. Эти авторы рассматривали ортогенез как вспомогательный эволюционный механизм, который можно комбинировать с различными гипотетическими механизмами наследственности. Ниже мы собрали несколько исторически зафиксированных механизмов ортогенеза в таблицу. Можно видеть, что идею «ограничителей» (constraints) можно включать в теоретические системы в комбинации с различными механизмами эволюции, в том числе с механизмом естественного отбора.

Механизм	Сторонники
Ограничители + наследование приобретенных признаков	Нэгели, Хааке, Д. де Роза, Осборн
Ограничители + упражнение, использование/неиспользование	Коп
Ограничители + нематериальная направляющая сила	Тейяр де Шарден
Ограничители + естественный отбор + наследование приобретенных признаков	Плате
Ограничителем служит давление мегаэволюционных процессов	Вернадский

Наш исторический обзор демонстрирует также, что хорошо известное изречение Эрнста Майра о том, что ортогенез с необходимостью предполагает действие нематериальных сил, неверно: «Пока естественный отбор не был хорошо понят, многие эволюционисты, от Ламарка до Г.Ф. Осборна и Тейяра де Шардена постулировали существование нефизических, возможно даже нематериальных [non-material] сил, которые ведут живой мир ко все большему совершенству (ортогенез)» (Mayr, 1982, p. 50). Тейяр де Шарден здесь скорее исключение. В большинстве случаев, включая и концепцию самого Хааке, ортогенез объяснялся довольнотаки «материально».

В противоположность заявлению Боулера, что «ортогенез, как и ламаркизм, поддерживался в основном на основании непрямых доказательств» (Bowler, 1996, p. 8-9), мы утверждаем, что разработанные ортогенетические теории часто основывались как раз на прямых палеонтологических доказательствах и что именно поэтому для палеонтологов было так трудно принять дарвиновскую идею случайной изменчивости. Дарвиновский способ объяснения требует намного большего уровня абстракции, чем ортогенетические описания. Несмотря на громадное теоретическое наследство, оставленное пионерами ортогенеза, доминирование СТЭ в 1960-70 гг. в большинстве стран с сильными научными традициями в эволюционной биологии и в большинстве биологических дисциплин, в конечном счете, отодвинуло концепцию направленной эволюции в тень доминирующей парадигмы. Несмотря на это, идея эволюционных и онтогенетических ограничителей, этот ключевой ортогенетический концепт, была переоткрыта и ныне используется в эволюционной биологии развития и палеобиологии (напр., Wimsatt, Schank, 1988; McShea, 2005). Радикальная версия этой идеи была высказана в англо-саксонском мире так называемыми называемом «процесс-структуралистами», которые отводили естественному отбору лишь второстепенную роль в эволюции (Goodwin, 1984). В Германии франкфуртская школа «конструкционной морфологии» представляет крайнюю версию этой идеи (Gudo, 2001). МакШеа включает ортогенез (в том числе и сам термин) в свою концепцию ограничителей (constraints), хотя и без реального апеллирования к историческим корням идеи. В настоящее время существует множество концепций и терминов, использующих идею ограничителей: «канализация» или «стабили-

зация», «спонтанное упорядочивание» или «кристаллизация жизни», «тенденции развития», «эволюционное русло», «неслучайная изменчивость» и многие другие[1].

ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ АРХИВЫ

Архив дома Эрнста Геккеля, Йена (EHH)
Архив Гумбольдского университета в Берлине (HU)
Архив Университета в Тюрингии (UAT)
Архив Академии Леопольдина

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берг, Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Петроград: Гос. изд-во, 1922.

Берг, Л. С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977.

Вернадский, В. И. Живое вещество в химии моря. Петроград: Научное химико-техническое издательство, 1923.

Вернадский, В. И. Биосфера. Л.: Научное химико-техническое издательство, 1926.

Вернадский, В. И. Химическое строение биосферы Земли и её окружения. М.: Наука, 1965.

Вернадский, В. И. Научная мысль как планетное явление. М.: Наука, 1991.

Вернадский, В. И. Живое вещество и биосфера. М.: Наука, 1994.

Завадский, К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л.: Наука, 1973.

Заварзин, Г. А. Эволюция геосферно-биосферной системы // Природа, 2003, №1, с. 27–35.

Колчинский, Э. И. Эволюция биосферы. Историко-критические очерки исследований в СССР. Л.: Наука, 1990.

Колчинский, Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм: Вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки). Санкт-Петербург: Наука, 2002.

Попов, И. Ю. Ортогенез против дарвинизма. Санкт-Петербург: Издательство СПбГУ, 2005.

[1] Эта коллекция терминов впервые была использована в устном докладе И. Ю. Поповым и Г. С. Левитом на конференции ISHPSSB в Гвельфе, 2005.

Сутт, Т. Проблема направленности органической эволюции. Таллин: Валгус, 1977.

Тейяр де Шарден, П. Божественная среда. М.: АСТ; Ермак, 2003.

Abel, O. Lehrbuch der Paläozoologie. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1920.

Abel, O. Das biologische Trägheitsgesetz. Wien, Leipzig: Emil Haim & Co, 1928.

Abel, O. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1929.

Bailes, K. E. Science and Russian Culture in an Age of Revolutions: V. I. Vernadsky and His Scientific School, 1863–1945. Bloomigton, Indianapolis: Indiana University Press, 1990.

Berg, L. S. Nomogenesis, or Evolution determined by Law. London: Constable, 1926. (2nd ed. 1969, MIT Press, Cambridge, London).

Beurlen, K. Vergleichende Stammesgeschichte. Berlin: Borntraeger, 1930.

Beurlen, K. Die Stammungsgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1937.

Bowler, P. The Eclipse of Darwinism. Baltimore; London: The John Hopkins University Press, 1983.

Bowler, P. Life's splendid drama. Chicago; London: The University of Chicago Press, 1996.

Dana J. D. Crustacea. (US Exploring Expedition 1838–1842; vol. 13, 14). Philadelphia: Lea and Blanchard, 1852–1853 (reprint 1972 by Antiquariat junk, Lochem).

Deichmann, U. Biologists under Hitler. Cambridge, Mass.; London: Harvard University Press, 1996.

Diener, K. Paläontologie und Abstammungslehre. Leipzig: G. J. Goschen'sche Verlagshandllung, 1910.

Dietrich, M. R. On the Mutability of Genes and Geneticists: The "Americanization" of Richard Goldschmidt and Victor Jollos // Perspectives on Science, 1996, vol. 4, p. 321–345.

Ehrenberg, K. Othenio Abel's Lebensweg. Unter Benutzung autobiographischer Aufzeichnungen. Wien: Österreichische Hochschulerschaft Universität Wien, 1975.

Eimer, Th. Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1888.

Eimer, Th. Orthogenesis der Schmetterlinge. Ein Beweis bestimmt gerichteter Entwicklung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1897.

Eimer, Th. Vergleichend-anatomisch-physiologische Untersuchungen über das Skelett der Wirbeltiere. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1901.

Goldschmidt, R. B. The material basis of evolution. New Haven: Yale University Press, 1940.

Goodwin, B. C. Changing from an evolutionary to a generative paradigm in biology // Evolutionary Theory: Paths into the Future / J. W. Pollard (ed.). Chichester: Wiley, 1984, p. 99–120.

Gould, S. J. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press, 1977.

Grinevald, J. Sketch for a History of the Idea of the Biosphere // Gaia in Action / P. Bunyard (ed.). Edinburgh: Floris Books, 1996, p. 34–53.

Gudo, M. The development of the critical theory of evolution: The scientific career of Wolfgang F. Gutmann // Theory in Biosciences, 2001, vol. 121 (1), p. 101–137.

Haacke, W. Gestaltung und Vererbung. Eine Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig: T. O. Weigel Nachfolger, 1893.

Haacke, W. Die Schöpfung des Menschen und seiner Ideale: ein Versuch zur Versohnung zwischen Religion und Wissenschaft. Jena: Costenoble, 1895.

Haacke, W. Über Wesen, Ursachen und Vererbung von Albinismus und Scheckung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische und Entwicklungsmechanische Fragen // Biologisches Centralblatt, 1895b, Bd. 15, S. 44–78.

Hall, B. K. Organic Selection: Proximate Environmental Effects on the Evolution of Morphology and Behaviour // Biol. Phil., 2001, vol. 16, p. 215–237.

Hennig, E. Paläontologische Beiträge zur Entwicklungslehre. Tübingen: J. C. B. Mohr in Kommission, 1922.

Hennig, E. Wege und Triebkräfte organischer Entfaltung // Naturwissenschaften, 1927, Bd. 18 (3), S. 260–262.

Hennig, E. Wesen und Wege der Paläontologie: Eine Einführung in die Versteinerungslehre als Wissenschaft. Berlin: Borntraeger, 1932.

Hoppe, B. Das Aufkommen der Vererbungsforschung unter dem Einfluss neuer methodischer und theoretischer Ansätze im 19. Jh. // Geschichte der Biologie / I. Jahn (Hrsg.). Jena: Gustav Fischer Verlag, 1998, S. 386–419.

Hossfeld, U.; Breidbach, O. Haeckel-Korrespondenz. Übersicht über den Briefbestand des Ernst-Haeckel-Archivs. Berlin: VWB-Verlag, 2005.

Huxley, J. Evolution: The Modern Synthesis. 3rd ed. New York: Hafner Press, 1974.

Jahn, I. (ed.) Geschichte der Biologie. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1998.

Jollos, V. Experimentelle Untersuchungen an Infusorien // Biologisches Centralblatt, 1913, Bd. 33, S. 222–236.

Jollos, V. Experimentelle Protistenstudien I: Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien // Archiv für Protistenkunde, 1921, Bd. 43 (1+2), S. 1–222.

Jollos, V. Untersuchungen über die Variabilität und Vererbung bei Arcellen // Archiv für Protistenkunde, 1924a, Bd. 49 (3), S. 307–374.

Jollos, V. Untersuchungen über die Variabilität und Vererbung bei Arcellen // Biologisches Centralblatt, 1924b, Bd. 22, S. 194–207.

Jollos, V. Studien zum Evolutionsproblem I. Über die experimentelle Hervorrufung und Steigerung von Mutationen bei Drosophila melanogaster // Biolog. Zentralblatt, 1930, Bd. 50 (9), S. 541–554.

Jollos, V. Genetik und Evolutionsproblem // Zool. Anzeiger, Leipzig, 1931, Suppl. 5, S. 252–295.

Jollos, V. Weitere Untersuchungen über die experimentelle Auslösung erblicher Veränderungen bei Drosophila melanogaster // Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 1932, Bd. 62 (1), S. 15–23.

Jollos, V. Dauermodifikationen und Mutationen bei Protozoen // Archiv für Protistenkunde, 1934, Bd. 83 (1), S. 197–219.

Jollos, V. Studien zum Evolutionsproblem II. Dauermodifikation, „plasmatische Vererbung" und ihre Bedeutung für die Entstehung der Arten // Biolog. Zentralblatt, 1935, Bd. 55 (7/8), S. 390–436.

Junker, T.; Hossfeld, U. Die Entdeckung der Evolution. Darmstadt: WBG, 2001.

Just, E. E. Cortical Cytoplasm and Evolution // American Naturalist, 1933, vol. 67, p. 20–29.

Kaasch, M.; Kaasch, J. For and against Darwin – Darwinists and their opponents as members of the German Academy of natural scientists Leopoldina // In the Shadow of Darwinism: Alternative Evolutionary Theories in the 20th Century / G. Levit et al. (eds.). St. Petersburg: Fineday Press, 2003, p. 49–70 [in Russian with Engl. Abstr.].

Khittel, S. R. F. Von der "Paläobiologie" zum "biologischen Trägheitsgesetz". Frankfurt am Main: Peter Lang, 2005.

Kraus, O.; Hossfeld, U. 40 Jahre "Phylogenetisches Symposium" (1956–1997): eine Übersicht – Anfange, Entwicklung, Dokumentation und Wirkung // Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie, 1998, Bd. 5, S. 157–186.

Krumbein, W. E.; Schellnhuber, H.-J. Geophysiology of mineral deposits – a Model for a Biological Driving Force of Global Changes through Earth History // Terra Nova, 1992, vol. 4, p. 351–362.

Le Roy, E. L'Exigence Idealiste et le Fait de l'Evolution. Paris: Boivin et Cie, 1927.

Levit, G. S. The Biosphere and the Noosphere Theories of V. I. Vernadsky and P. Teilhard de Chardin: A Methodological Essay // Archives Internationales d'Histoire des Sciences, 2000, t. 50 (144), p. 160–176.

Levit, G. S.; Hossfeld, U. Die Nomogenese: Eine Evolutionstheorie jenseits des Darwinismus und Lamarckismus // Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Berlin: VWB, 2005, Bd. 11, S. 367–388.

Levit, G. S.; Hossfeld, U. The Forgotten "Old Darwinian" Synthesis: The Evolutionary Theory of Ludwig H. Plate (1862–1937) // NTM International Journal of History and Ethics of Natural Sciences, Technology and Medicine, 2006, vol. 14, p. 9–25.

Levit, G. S.; Olsson, L. "Evolution on rails": mechanisms and levels of orthogenesis // Annals of the History and Philosophy of Biology, 2006, vol. 11, p. 99–138.

Levit, G. S.; Meister, K.; Hossfeld, U. Alternative Evolutionary Theories from the Historical Perspective // Journal of Bioeconomics, 2008, vol. 10 (1), p. 71–96.

Lovelock, J.; Margulis, L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis // Tellus, 1974, vol. 26, p. 2–10.

Lovelock, J. The Biosphere // New Scientist, 1986, No. 1517, p. 51.

Lovelock, J. The Gaia Hypothesis // Gaia in Action / P. Bunyard (ed.). Edinburgh: Floris Books, 1996, p. 15–16.

Margulis, L. James Lovelock's Gaia // Gaia in Action / P. Bunyard (ed.). Edinburgh: Floris Books, 1996, p. 54–65.

Mayr, E. The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance. Cambridge, Mass.: The Belknap Press of Harvard University Press, 1982.

Mayr, E. Thoughts on the Evolutionary Synthesis in Germany // Die Entstehung der Synthetischen Theorie: Beiträge zur Geschichte

der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950 / Th. Junker, E.-M. Engels (Hrsg.). Berlin: VWB-Verlag, 1999, S. 19–30.

McShea, D. The evolution of complexity without natural selection, a possible large-scale trend of the fourth kind // Palaeobiology, 2005, vol. 31 (2), p. 146–156.

Nägeli, C. V. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München; Leipzig: Verlag von R. Oldenbourg, 1884.

Nordenskiöld, E. The history of biology. New York: Tudor Publishing, 1928.

Osborn, H. F. The origin and evolution of life. On the theory of action, reaction and interaction of energy. London: G. Bell and Sons, 1925.

Osborn, H. F. Modern aspects of evolution (Review of "Nomogenesis, or Evolution determined by law" by L. S. Berg) // Nature, 1926, vol. 118, p. 617–618.

Osborn, H. F. Aristogenesis, the observed order of biomechanical evolution // PNAS, 1933, vol. 19, p. 699–703.

Osborn, H. F. Organic Selection // Science, 1897, vol. 15, p. 583–587.

Plate, L. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung: Ein Handbuch des Darwinismus. 4. Auflage. Leipzig; Berlin: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1913.

Plate, L. Vererbungslehre: Mit besonderer Berücksichtigung der Abstammungslehre und des Menschen. Jena: Gustav Fischer Verlag, Bd. I: Mendelismus, 1932; Bd. II: Sexualität und Allgemeine Probleme, 1933; Bd. III: Spezielle Genetik einiger Nager, 1938.

Plate, L. Kurze Selbstbiographie // Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 1935, Bd. 29, S. 84–87.

Plate, L. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1922.

Plate, L. Die Abstammungslehre: Tatsachen, Theorien, Einwände und Folgerungen in kurzer Darstellung. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1925.

Reif, W. E. The search for a Macroevolutionary Theory in German Paleontology // Journal of the History of Biology, 1986, vol. 19 (1), p. 79–130.

Reif, W. E. Afterword // Basic questions in paleontology / O. Schindewolf, W.-E. Reif (eds.) Chicago: The University of Chicago Press, 1993, p. 435–453.

Rensch, B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart: Ferdinand Enke Verlag, 1947.

Rensch, B. Historical development of the present synthetic Neo-Darwinism in Germany // The Evolutionary Synthesis / E. Mayr, W. B. Provine (eds.). Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1980, p. 284–303.

Schindewolf, O. H. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. Berlin: Borntrager, 1936.

Schindewolf, O. H. Fragen der Abstammungslehre. Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 1. Frankfurt am Main: Kramer, 1947.

Schindewolf, O. H. Grundlagen der Paläontologie. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1950.

Schindewolf, O. H. Zeugnisse der Vorzeit. Universität Tübingen, Reden bei der feierlichen Übergabe des Rektorates zu Beginn des Sommersemesters am 8. Mai 1956. Tübingen: Mohr, 1956.

Schindewolf, O. H. Neue Systematik // Paläontologische Zeitschrift, 1962, Bd. 36, S. 59–78.

Schindewolf, O. H. Erdgeschichte und Weltgeschichte // Abhandlungen d. Akademie d. Wissenschaften u. d. Literatur, math.-nat. Kl., 1964, Nr. 2, S. 53–104.

Schindewolf, O. H. Über den "Typus" in morphologischer und phylogenetischer Biologie. Mainz: Akademie der Wissenschaften und der Literatur, 1969.

Suess, E. Die Entstehung der Alpen. Wien: Braunmuller, 1875.

Teilhard de Chardin, P. The Phenomenon of Man. New York; Evanston: Harper & Row, 1961.

Teilhard de Chardin, P. Le Phénomène humain. Paris: Editions du Seuil, 1955.

Wimsatt, W. C.; Schank, J. C. Two constraints on the evolution of complex adaptations and the means for their avoidance // Progress in Evolution / M. Nitecki (ed.). Chicago: The University of Chicago Press, 1988, p. 213–273.

Zavarzin, G. A. The Rise of the Biosphere // Microbiology, 1997, vol. 6 (66), p. 603–611.

САЛЬТАЦИОНИЗМ И ТИПОЛОГИЯ

Э. И. Колчинский

Санкт-Петербургский филиал
Института истории естествознания и техники РАН,

Saltationism and Typology

Eduard Kolchinsky

Abstract

The paper discusses the notion of saltationism and offers a classification of saltationist concepts considering the scale of evolutionary "jumps". The discussion begins with an overview of saltationist concepts ranging from the pre-Darwinian biology (Cuvier, Geoffroy Saint-Hilaire) to the very recent times. Furthermore, the present paper analyses the causes of the great diversity of saltationist concepts as well as their connection to typological ideas, which were highly influential among German speaking biologists. Special attention is paid to the views of those researchers of the 1st half of the 20th century who tried to synthesize various views on laws and factors of evolution on the basis of saltationism. Many of them published seminal scientific works which can be regarded as true encyclopedias of evolutionary-biological knowledge of their time, although written from the anti-Darwinian (or anti-Synthetic) perspective. It was time when physical thinking along with new experimental methods became influential within biology therefore making theological and teleological views unacceptable. At the same time, the major difference between the discussions which took place 60-100 years ago and currents debates is that today we observe rather a convergence of selectionism and saltationism stipulated by their mutual transformation replacing old delimitation (e.g., see Theissen's paper in this volume). In fact, already Darwin admitted the appearance of sudden novelties then exposed to natural selection. Later, the architects of the STE (along with paleontologists, embryologists, molecular geneticists, taxonomists, etc.) formulated the major arguments in favor of saltational occurrence of new features and species creating the basis for the formation of the higher taxa and accelerating the renewal of flora-fauna complexes in the crucial moments of the evolution of the biosphere. In sum, the synthesis of saltationism and selectionism actually has been taking place through the whole history of evolutionary theory, while being accelerated nowadays.

Резюме

Дается определение сальтационизма и предлагается классификация сальтационных концепций с учетом признания величины элементарного шага эволюции. Рассмотрено зарождение сальтационизма в додарвиновской биологии (Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илер) и его основные концепции на последующих этапах развития эволюционной теории вплоть до современности. Проанализированы причины громадного разнообразия сальтационистских объ-

яснений эволюции и их связь с типологическими представлениями, доминировавшими среди биологов в немецкоязычном пространстве. Особое внимание уделено взглядам тех исследователей, которые стремились в первой половине XX века синтезировать представления о факторах и законах эволюции, добытых в различных областях биологии и в палеонтологии, на основе сальтационизма. Многие из них оставили монументальные труды, представлявшие собой энциклопедии эволюционно-биологических знаний своего времени, поданных с позиций сальтационизма и типологии, противопоставляя их чаще всего дарвинизму, а затем СТЭ. Физикализация биологии, внедрение в неё экспериментального метода и т. д. сделали неприемлемыми для ученых телеологические и теологические постулаты, лежащие в основе различного рода «девиаций», «анастроф», «перечеканок», «типостроф», предполагавших существование целесообразности как неотъемлемом свойстве жизни. Вместе с тем, в отличие от дискуссий, имевших место в истории эволюционизма 60-100 лет тому назад, в наши дни происходит не столько дальнейшее теоретическое размежевание сальтационизма и селекционизма, сколько постепенное их сближение на основе обоюдной внутренней трансформации. Уже в трудах Ч. Дарвина были приведены доказательства в пользу крупных новообразований как возможного материала для действия естественного отбора и видообразования. В дальнейшем в трудах создателей СТЭ, а также в многочисленных работах палеонтологов, эмбриологов, молекулярных генетиков, систематиков и т. д. были высказаны главные аргументы в пользу быстрого сальтационного возникновения новых признаков, видов, способных стать основой формирования таксонов более высокого ранга, а также ускоренного обновления флоро-фаунистических комплексов в переломные моменты истории биосферы. Синтез сальтационизма и селекционизма фактически шел в течение всего развития эволюционной идеи и ускорился в последние десятилетия.

ВВЕДЕНИЕ

Главное отличие сальтационизма от других концепций эволюции – это признание возможности внезапных изменений органического мира: будь то скачкообразное преобразование органов, мутационное возникновение «элементарных видов», рас и настоящих видов, или, наконец, внезапное становление надвидовых таксонов. В последнем случае сальтационизм тесно смыкается с неокатастрофизмом, постулирующем внезапные преобразования целых флор и фаун. В связи с этим по критерию величины элементарного шага эволюции выделяют (Колчинский, 2002, р. 20-21):

1) микросальтационизм или мутационизм, для которого наименьшим шагом является внезапное становление таксонов внутривидового или видового ранга;

2) макросальтационизм или типогенез, макромутационизм, где таким шагом считается возникновение новых родов, семейств, отрядов, классов и т. д.;

3) мегасальтационизм или неокатастрафизм, признающий внезапное коренное обновление всей биоты.

Существуют объективные трудности определения скорости реальных процессов макроэволюции, обусловленные трудностью выбора критерия для такого измерения (генетического, морфологического или таксономического изменение) и установление корреляций между ними (Barton et al., 2007, p. 114). Измерение темпов эволюции по изменению числа таксонов за единицу времени в принципе невозможно из-за несопоставимости объемов таксонов одного и того же ранга в разных группах организмов и неизбежной субъективностью оценок самого ранга таксонов. Кроме того, палеонтологи при выделении периодов крупных преобразований флор и фаун, как правило, не учитывают фактическое различие между периодами больших и малых скоростей эволюции. Между тем требуется максимально полная информация об отношении общего числа таксонов, существовавших в отдельные периоды, к числу вновь возникших таксонов. Наши знания о скорости эволюции базируются, как правило, на констатации появления в палеонтологической летописи новых таксонов, но он может быть и результатом подлинного новообразования, и следствием миграции, и просто итогом счастливого сочетания тафономических факторов. От субъективизма в оценке скоростей эволюции не спасает предложение Джордж Г. Симпсона разделить скорости на филетические, кладистические и таксономические. В конечном счете, как отмечал сам Симпсон (Simpson, 1955, p. 3), все сводится опять же к рангу и объему таксонов, со всеми вытекающими отсюда сложностями. И хотя со времени этого высказывания классика палеонтологии прошло уже более пятидесяти лет, существенных перемен к лучшему нет. Хотя суждения о скорости эволюции как будто бы и базируются на ископаемом материале, но выводятся скорее из теоретических рассуждений, поскольку палеонтологических данных для окончательного вывода обычно недостаточно даже в непрерывных отложениях. Новейшие молекулярно-генетические методы дают возможность количественно выражать генетические различия между современными таксонами, но их трудно использовать для оценки скорости эволюции, так как во многих группах, особенно у прокариот, огромные гене-

тические различия существуют в пределах одного вида. Отсутствуют и критерии для различения постепенной и скачкообразной эволюции. Ведь всякое изменение, в том числе и самые мелкие мутации, всегда есть скачок, перерыв постепенности.

Сальтационизм-неокатастрофизм дифференцируется и по трактовке причин, лежащих в основе филогенетических преобразований. Автогенетический сальтационизм постулировал действие неких внутренних законов, вызывающих коренные изменения исходных форм. Мысль о внезапно наступающих массовых перечеканках, ведущих к возникновению новых таксонов, нередко объединялась с признанием существования всеобщего «внутреннего закона» развития, действующего импульсивно или проявляющегося только при определенном сочетании условий. Автогенез, как правило, носил откровенно телеологический, а иногда и теологический характер в трактовке направленности эволюции. Эктогенетический сальтационизм связывал изменения в органическом мире с внезапными изменениями внешних факторов – геологическими, климатическими, физико-географическими, космическими и т. д. В отличие от автогенеза здесь не постулировали чередование периодов покоя и резких трансформаций, хотя и не исключали закономерного характера изменения внешних условий. Встречались и различные подходы к объяснению механизма воздействия внешних факторов. В одних случаях им приписывали прямое формогенное действие. В других же, вполне с селекционистских позиций обсуждали возможность значительного ускорения процессов вымирания и формообразования под влиянием экзогенных, абиотических факторов, действие которых может быть региональным: например, засоление или опреснение водоема, распространение вулканического газа после подводного извержения и т. п. или планетарным (изменение уровня океана, глобальные изменения климата, состава атмосферы, космического или солнечного излучения и т. д.).

Сальтационистские концепции различались в трактовке смены факторов и причин эволюции. Одни из них разрабатывали гипотезы о существовании трех- и четырехфазных циклов в истории как всего органического мира, так и отдельных филогенетических ветвей и предполагали, что на каждой фазе филогенетического цикла действуют специфические факторы и причины, исчезающие при переходе от одной стадии к другой. Другие же признавали внезапные вмешательств в процессы органической эволюции уни-

кальных или апериодически действующих мощных абиогенных факторов, обычно космического происхождения (взрыв сверхновой звезды, повышение уровня жесткой радиации, падение метеоритов, астероидов, столкновение с кометой и т.д.).

Особое место среди приверженцев сальтационизма занимали авторы, которые стремились к максимальному синтезу принципов и положений, заимствованных из разных концепций эволюции. Не удовлетворяясь синтезом знаний об эволюции, осуществленным на базе учения о естественном отбора, они стремились к созданию собственных синтетических теорий, в которых представления о неких катаклизмогенных факторах глобального масштаба сочетались бы с представлениями об автономных факторах появления макромутаций, системных мутаций, онтомутаций, типостроф и т.д., ведущих к появлению новых видов и таксонов надвидового ранга (см. подробнееб Sepkoski, Ruse, 2009). Делались попытки и как-то объединить авто- и эктогенетические взгляды с теорией естественного отбора, которому отводили лишь элиминирующую или распределительную роль.

САЛЬТАЦИОНИЗМ В ДОДАРВИНОВСКОЙ БИОЛОГИИ

Возникновение сальтационизма связано с формированием в биологии представлений о типах в трудах Жоржа Кювье, предложившего систему, в которой все животные были распределены между четырьмя группами, обладающими самостоятельными планами строения и названными впоследствии типами (Cuvier, 1817). Вскоре в «Философии анатомии» Этьен Жоффруа Сент-Илер выступил с гипотезой о возникновении типов и других крупных таксонов путем внезапных изменений в эмбриональном развитии, возникающих под прямым влиянием внешней среды (Жоффруа Сент-Илер, 1970). Исходя из теории единого плана строения для всех животных и доказывая возможность его резких модификаций, Жоффруа Сент-Илер вместе с тем сформулировал основную идею будущего эволюционного сальтационизма и указал возможные механизмы превращений типов. В уродах он видел реальный путь трансформации особей одного таксона в другой, осуществляющийся за счет внезапно возникающих отклонений «уродливой формы» от типичного плана строения, например, превращение рептилии в птицу. Эта мысль оказала большое влияние на разра-

ботку проблем видообразования и макроэволюции, когда тератологии искали доказательства внезапного возникновения видов.

В знаменитом споре, состоявшемся в 1830-1831 гг. между Кювье и Жоффруа Сент-Илером, доказывавшем возможность сведения плана строения всех животных к единому архетипу, проявляющему в разных формах у моллюсков, членистоногих, позвоночных и т. д., Кювье удалось легко опровергнуть сопоставления, при которых членистоногих сравнивали с позвоночными, ориентированными якобы спиной к земле, а краба приравнивали к рыбе с жаберными крыльями, разросшимися в сторону груди и т. п. Однако результаты воздействия Жоффруа Сент-Илером на процессы эмбрионального развития цыпленка, в результате которых возник ряд уродств, послужили стимулом для изучения влияния онтогенеза на филогенетические преобразования.

Моделью филогенетических преобразований для него служили данные экспериментов над процессами метаморфоза головастика, который, будучи лишен свободного воздуха и света, навсегда оставался на стадии личинки. Недоразвитие, выражающееся в выпадении анцестральных конечных стадий и в замедлении предшествующих им преобразований, в конечном счете, приводило к переходу прежде эмбриональных черт во взрослое состояние. Выделив этот процесс, Жоффруа Сент-Илер положил начало многочисленным исследованиям, в которых задержка онтогенеза с приобретением способности к размножению рассматривалась как важный механизм прогрессивных преобразований (Козо-Полянский, 1937; Шмальгаузен, 1946; Тахтаджян, 1983). Впоследствии это явление многократно было описано в эволюционно-биологической литературе под различными названиями: ретардация (Эдуард Коп, Альфеус Гайэтт), неотения (Эрнст Геккель), эпистаз (Отто, Иекель), фетализация (Людвиг Больк), педоморфоз (Вальтер Гарстанг), отрицательная анаболия (Алексей. Н. Северцов), предварение признаков (Лев С. Берг), протерогенез (Отто Шиндевольф) и мн. др. В ходе превращения головастика в лягушку, по мнению Жоффруа Сент-Илера, на наших глазах происходит преобразование одного класса животных в другой, т. е. рыбы в амфибию. Это и было, по его мнению, моделью образования новых форм. Усматривая параллелизм между индивидуальным и филогенетическим развитием, Жоффруа Сент-Илер весьма близко подошел к закону параллелизма онтогенеза и филогенеза, сформулированному Иоганном Меккелем и получившему эволюционную трак-

товку в биогенетическом законе Эрнста Геккеля – Франца Мюллера. Его идеи получили развитие и в теории филэмбриогенезов А. Н. Северцова (1910). В настоящее время она активно обсуждается в работах по биологии развития, опирающихся на данные молекулярной генетики.

Нашла она сторонников и у современников Жоффруа Сент-Илера. Так, орнитолог, приверженец океновской, натурфилософии Иоганн Якоб Кауп (Kaup, 1829) также допускал внезапные превращения пресмыкающихся в птиц. Поднятые Жоффруа Сент-Илером проблемы тератологии были в дальнейшем рассмотрены в фундаментальном труде его сына Изидора Жоффруа Сент-Илера, который систематизировал огромный фактический материал об уродах (Geoffroy St.-Hilaire, 1837). На уродства как важный механизм возникновения новых форм указывал также Роберт Чемберс (Chambers, 1844). Правда, в отличие от Жоффруа Сент-Илера во внезапном появлении новых видов он видел не столько свидетельство формообразующего действия внешних условий, сколько доказательство того, что «подобное усовершенствование родительского вида может быть объяснено только реализацией некоего очень мудрого планирования» (Chambers, 1844, p. 232–233). Без такого допущения для него оставалась непонятной удивительная целесообразность крупных изменений. Такая трактовка лежала в русле теологического эволюционизма.

Телеологическое объяснение макросальтационных изменений было дано и в работе Карл Эрнест фон Бэра «Всеобщий закон природы, проявляющийся во всяком развитии», опубликованной впервые в 1824 г. (Цит.: Бэр, 1924). В ней возможность внезапного преобразования организмов доказывалась не только на эмбриологическом материале, но и отсутствием переходных ископаемых форм. Позднее, в 1834 г. Бэр пришел к выводу, что преобразования форм в пределах типа шли с большой скоростью и всегда скачкообразно, в результате чего нет и не могло быть переходных форм между видами, родами и семействами (Цит.: Бэр, 1924). Их причиной была некая творческая сила, действовавшая в прошлом более энергично, чем в настоящее время.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО САЛЬТАЦИОНИЗМА И НЕОКАТАСТРОФИЗМА

На ранних этапах становления своей концепции Чарльз Дарвин перебрал практически все возможные варианты объяснений эволюции, включая сальтационизм. В «Красной записной книжке», написанной в конце марта 1837 г., он утверждал, что изменение видов «должно происходить путем сальтаций или же вид должен погибнуть» (Darwin, 1980, p. 66). По его мнению, сальтации возникают во время полового размножения, а асексуальное размножение способствует многократному воспроизведению новой формы. В записной книжке по трансмутации видов (июль 1837 – февраль 1838 гг.) он допускал возможность внезапного образования симпатрических видов, а в «Очерке» 1844 г. уверенно писал о возможности скачкообразного возникновения новой формы и отмечал большую эффективность суммации скачков («sports») по сравнению с селекцией мелких изменений (Дарвин, 1959, с. 189). Однако, к моменту публикации «Происхождения видов» ведущую роль в эволюции Дарвин уже отводил суммации мелких изменений, повторяя не раз: "Природа не делает скачков», хотя и привел немало фактов, свидетельствовавших о возможности внезапных трансформаций: возникновение анконских и мошанских овец, скота ньята и т. д.

Приверженность Дарвина идее постепенности эволюции вызвала возражения со стороны многих его современников, в числе которых оказался и Томас Генри Гексли. Накануне выхода в свет «Происхождения видов» в письме к Чарльзу Лайеллю от 23 февраля 1859 г. он указал, что Дарвин «создал для себя ненужную трудность, приняв столь безоговорочно тезис: «Natura non facit saltum» (Huxley Leonard, 1900, p. 89)). Гексли советовал Дарвину не связывать теорию естественного отбора с ложной верой в постепенность преобразований и принять возможность быстрых изменений в течение промежутков времени, кратких по сравнению со средней продолжительностью существования видов. По его мнению, «история анконской овцы показывает, что новая форма появляется сразу в готовом виде» а значит вопреки Дарвину «природа делает скачки» («Natura facit saltum») (Ibid, p. 185-186).

С дарвиновским представлением о ведущем значении в эволюции мелких и постепенных изменений не согласился также знаменитый немецкий эмбриолог и сравнительный анатом Рудольф

Альберт фон Кёлликер (Kölliker 1864). Эти представления, по его мнению, не подтверждены ни знаниями о современных видах, ни палеонтологическими данными. Морфологические хиатусы между видами нельзя объяснить как вторичное явление, обусловленное вымиранием промежуточных форм. Ведь в ископаемом состоянии нет переходных форм между крупными таксонами, а некоторые расы домашних животных (например, мопсы, бульдоги, таксы) возникали скорее вследствие внезапных патологических изменений, чем в результате аккумуляции мелких вариаций. Для самого Кёлликера эволюция могла идти «...путем как более медленных, так и скачкообразных превращений под воздействием господствующего во всей природе закона развития» (Ibid, p. 179). Последнее положение он считал ключевым в предложенной им концепции гетерогенного размножения, согласно которой «под влиянием всеобщего закона развития новые существа происходят путем отклонения от нормального развития зародыша» (Ibid, p. 181). Причем вновь возникающие формы всегда более высокоорганизованны, чем родительские. В качестве примера он приводил метагенез у гидроидов, когда медуза размножается половым путем, а полип бесполым и при этом похож на пресноводную гидру. По мнению Кёлликера, это свидетельство того, что гидроподобный полип мог сразу же произвести медузу. Указывал он и на сложный цикл развития иглокожих, включающий всегда стадию пелагической личинки, сходной по строению и образу жизни со многими взрослыми формами других групп организмов. «Эмбриогенез млекопитающих, – писал Кёлликер, – должен сделать лишь небольшой шаг от нормального развития, для того чтобы произвести совсем другую форму, например, с более крупным черепом, с большим мозгом и т. д.» (Ibid, S. 183), а из яйца протея могли сразу произойти существа, подобные тритону и саламандре. Наконец, многие зародыши благодаря неотении или педоморфозу, задержке онтогенеза или, наоборот, за счет интенсивного развития отдельных частей могли принять форму, которая соответствует совсем другим организмам того же класса. Правда, он вынужден был признать гипотетический характер своих рассуждений, поскольку не было прямых доказательств возникновения из оплодотворенного яйца сумчатых грызунов или хищников.

Вернувшись в 1872 г. к теории гетерогенного размножения, Кёлликер внес в нее некоторые уточнения: усилил утверждение о естественном характере внутреннего закона развития, обуслав-

ливающего прогресс в органическом мире; подчеркнул полифилетический характер своей теории; поставил вопрос о различиях масштабов скачков в эволюции и различиях в возникающих в их результате таксонов. (Kölliker, 1872). При незначительных изменениях онтогенеза возможно образование новых разновидностей и видов, «...в том случае же если отклонения больше, возникают формы, которые далеко отстоят друг от друга и принадлежат к разным родам, семействам и отрядам» (Ibid, S. 35). Так, простейшие позвоночные могли произойти от асцидий, амфибии из яйца некоторых рыб, рептилии из яйца амфибий, высшие млекопитающие из яйцеклетки сумчатых или однопроходных млекопитающих. Допускал он и медленное превращение взрослых форм, которое по своему значению, однако, не могло идти ни в какое сравнение с ранее перечисленными «случаями» возникновения новых классов и подклассов. Их возникновение, возможно при метаморфозах онтогенеза и метагенеза, когда «отдельные стадии развития могут достигать такой самостоятельности, что мы с трудом их можем отличить от самостоятельных организмов» (Ibid, S. 10). Изменения же личинок, по его мнению, могло вывести даже за пределы типа, например, от трохофоры аннелид мог возникнуть науплиус ракообразных). Близких взглядов придерживался ботаник Альберт Виганд, философ Эдуард Гартман, ихтиолог и философ Николай Яковлевич Данилевский.

О внезапном возникновении новых видов растений в результате появления патологических форм писал немецкий ботаник Вильгельм Гофмейстер (Hofmeister, 1867), подчеркивая, однако, что различия между монстрами и мелкими вариациями носят сугубо количественный характер. Одно и то же отклонение можно рассматривать и как вариатет, и как уродство. Бесполое размножение и относительная простота строения растений, по мнению Гофмейстера, способствуют возникновению новых форм, которые, «если не знать их происхождения, вполне можно признать за особый таксон» (Ibid, S. 363). В целом он убежден, что «новая форма могла появляться сразу, совершив сильное отклонение от родительской формы" (Ibid, S. 564).

Если сальтационисты писали о внезапном появлении отдельных таксонов, то многие палеонтологи, переосмысливая теорию катастроф Ж. Кювье с позиций эволюционизма, стали писать о резких изменениях целых флор и фаун. Причиной, побудившей крупнейшего австрийского геолога Эдуарда Зюсса выступить

с позиций неокатастрофизма (мегасальтационизма) против дарвиновского градуализма, были результаты его многолетних исследований ископаемых граптолитов, плеченогих, аммонитов и третичных млекопитающих в окрестностях Праги и Вены (Suess, 1863). Анализируя смену ископаемых фаун, Зюсс пришел к выводу, что эволюция представляла собой чередование периодов стабильности видов с периодами их массовой перечеканки под влиянием какой-то эктогенетической причины. Образование новых видов происходило всегда скачкообразно и «время их формирования было очень коротким» (Ibid, S. 330). Подобные резкие преобразования происходили часто, и при этом не «одни виды заменялись другими, а исчезали целые сообщества и на их месте появлялись новые» (Ibid, S. 326). Будучи больше геологом, чем биологом, Зюсс не задумывался над проблемой, каков был механизм фронтальных перечеканок, захватывавших одновременно различные группы организмов, а ограничился констатацией связи периодов образования новых форм с эпохами интенсивных изменений во внешней среде. «Мы видели, – писал он, – что происходят изменения физико-географических условий, не вызывающие преобразования фауны, но мы не видели изменений животного мира без изменений внешних условий» (Ibid, S. 326).

Позднее в книгах «Происхождение Альп» (Suess, 1875) и «Лик Земли» (Suess, 1883) Зюсс, излагая свою контракционную гипотезу тектонических процессов, в глобальных процессах горообразования, дислокаций земной поверхности, трансгрессий и регрессий моря увидел причины грандиозных преобразований в органическом мире, Вместе с тем, он признавал, что ещё предстоит решить проблему ритмики в процессах преобразования организмов, «которые обусловлены великими, но еще неизвестными периодическими изменениями во внешних условиях существования» (Suess, 13).

Подобный скепсис был характерен и для швейцарского палеоботаника Освальда Геера, который в результате изучения ископаемой арктической флоры пришел к выводу, что изменения происходят не внутри отдельных семейств и родов, а захватывают все жизненное сообщество или, как его называл Геер, экономическое единство, члены которого всегда совместно появляются и исчезают. Геер предложил «теорию перечеканок» (Umpraegungstheorie) исходных форм для характеристики механизма образования новых видов (Heer, 1860, S. 56). Внезапная перечеканка флоры и фауны

вела к появлению новых групп с ярко выраженной способностью к эксплозивному (взрывному) развитию. В отличие от Зюсса Геер искал не теллурические причины массовых перечеканок, а связывал их с перемещениями Земли и солнечной системы в космическом пространстве (Heer, 1864), предвосхищая попытки нашего времени в космосе найти факторы макроэволюции.

Со временем идеи эктогенетического сальтационизма получили большее распространение в палеонтологии. Один из создателей палеоэкологии и геобиологии Иоганн Вальтер, отмечая значение руководящих ископаемых для стратиграфии, подчеркнул, что часто в их качестве выступают группы (граптолиты, белемниты, аммониты), которые «неожиданно появляются, быстро распространяются и внезапно исчезают» (Walther, 1897, P. 235). Позднее интенсивную изменчивость органических форм он предложил назвать «анастрофами» (Вальтер, 1912, S. 97), понимая под ними не геологические процессы, губительные для органического мира, а биологические явления, обуславливавшие бурную вспышку формообразования, причины которой еще предстоит выяснить. В отличие от Зюсса и Геера, Вальтер считал, что анастрофы охватывали не все население Земли, а лишь некоторые группы наземных животных, намечая тем самым синтез сальтационизма и эктогенетического неокатастрофизма. В каждой филогенетической линии он выделял две основные фазы. Вначале группа слабо дифференцированна, малочисленна, занимает ограниченный ареал. На этой фазе она как бы накапливает «большое количество энергии и жизненной силы». Затем наступает анастрофическая фаза с быстрым формообразованием, возникновением новых таксонов и интенсивной экологической экспансией. Такие анастрофы часто совпадали с границами геологических формаций.

Вальтер ярко описывал анастрофы: «Как бы разрывается связь, которая еще внешним образом скрепляла более или менее число внутренних уже обособившихся рядов развития, как бы однородные корневые побеги отделяются друг от друга, и с этого времени каждый из них начинает вести самостоятельную жизнь и самостоятельным путем идти вперед и взбираться на более высокую ступень развития. Быстро отступают на задний план унаследованные от предков признаки; новое приспособление, богатое расчленение, интенсивная дифференциация накладывают на разделившихся братьев и сестер особый отпечаток, сообщают каждому из них новую физиономию и в скором времени об общем

родстве напоминают еще лишь скрытые, едва уловимые признаки. Вместе с растущим разнообразием форм растет способность жить и процветать при разнородных внешних условиях. Многочисленные новые виды и роды населяют те места, откуда они в своем завоевательном стремлении вторгаются в новые области, далеко за пределы своей области и, таким образом, заселяют обширные пространства земной поверхности» (Ibid, S. 521). Самая грандиозная анастрофа, по мнению Вальтера, привела к возникновению жизни, когда из индифферентных начальных форм очень быстро возникли основные типы беспозвоночных. В последующие десятилетия Вальтер еще не раз обращался к проблеме причин анастроф, называя в качестве таковой чаще всего периодическое усиление солнечного излучения, которое влекло интенсификацию всех экзогенных процессов. Гипотеза анастроф стала основой для формирования десятков сальтационистских концепций.

Российский ботаник Сергей Иванович Коржинский развивал сальтационизм не как эмбриолог или палеонтолог, а опираясь на опыт флориста и систематика, В 1899 г. он предложил теорию гетерогенеза, т. е. сальтационного возникновения новых видовых форм. «Под именем гетерогенезиса (Spontane Variation, heterogene Zeugung Кёлликера, Heterogonismus Гартмана), – Коржинский понимал, – явление, которое состоит в том, что среди однородного потомства от нормальных родителей неожиданно появляются отдельные экземпляры, резко отличающиеся от всех остальных. Вырастая эти экземпляры сохраняют все свои особенности и передают их по наследству, давая таким образом начало особой расе» (Коржинский, 1899, p. 60). Заимствуя у А. Кёлликера и термин «гетерогенез», и представление о внезапном возникновении новой формы в результате изменения зародышевых клеток организма, Коржинский представил обстоятельную сводку случаев, наблюдаемых главным образом у культивируемых человеком растений, внезапного появления и закрепления новых видовых форм, различая при этом «гетерогенные вариации», возникающие внезапно и у отдельных особей, и «модификации», характерные для множества организмов и находящиеся в непосредственной зависимости от внешних условий. Коржинский фактически сформулировал представление о скачкообразной мутационной изменчивости, предвосхищая основные положения мутационной теории Г. де Фриза.

МУТАЦИОНИЗМ, САЛЬТАЦИОНИЗМ И НЕОКАТАСТРОФИЗМ В XX ВЕКЕ

Усиление позиций сальтационизма в начале XX века связано с переоткрытием законов Менделя и с формированием в 1901 г. мутационной концепции видообразования Гуго де Фриза (de Vries, 1901-1903). В ее основу автор положил результаты многолетних наблюдений *Oenothera Lamarckiana*, у которой ему удалось получить более 800 мутантов, отличавшихся сильно друг от друга общим габитусом, ростом, шириной листьев, величиной и окраской цветков, формой плодов и семян, обилием пыльцы и т. д. Все новые формы были устойчивы, наследственно закреплены, дискретны друг от друга и оценены де Фризом как доказательства скачкообразного появления новых видов. Казалось, генетика подводила надежную экспериментальную базу под сальтационизм.

Суть мутационной теории Г. де Фризом можно резюмировать в следующих положениях: 1) новые виды возникают внезапно, без перехода; 2) новые элементарные виды постоянны с момента своего возникновения; 3) видообразование носит массовый характер; 4) способность к мутациям пробуждается периодически; 5) мутационная изменчивость принципиально отлична от флуктуаций. Опираясь на анализ многих из известных тогда случаев появления новых форм в культуре, де Фриз находил подтверждение своей гипотезы в практике доместикации. Более того, он справедливо указывал, что сам Дарвин, хотя и не использовал термин «мутация», активно употреблял это понятие при описании домашних животных и культурных растений. Важной чертой мутационной теории де Фриза было положение о чередовании периодов покоя и резкого усиления мутационной активности. Изучаемая им энотера, казалось, находилась в стадии взрывного формообразования, когда исходный вид порождал целую группу новых форм. Таким образом, видообразование носит всегда групповой характер, что, по мнению де Фриза (de Vries, 1913), свидетельствовало о взрывообразном массовом характере появления новых видов, родов и т.д. Он попытался даже вывести математическую формулу, характеризовавшую продолжительности мутационных и стабильных периодов, уверяя, что мутационные периоды наступали через каждые 40 000 лет. Однако, спекулятивный характер этих расчетов был очевиден ему самому. Тем не менее, мутационная теория была

поддержана многими создателями генетики, например, Уильямом Бэтсоном.

Другим мощным источником для усиления сальтационизма стали успехи экспериментальной эмбриологии. Экспериментальные эмбриологи (Оскар Гертвиг, Ганс Дриш, Вильгельм Ру и др.) существенно расширили число аномалий и позволили изучать причины их появления. Оказалось, что различные по своей природе химические и физические агенты вызывают сходные уродства. Внешние воздействия выступали лишь как фактор, нарушавший нормальный ход морфогенеза, а жизнеспособность уродов зависела от времени появления отклонений. Чем раньше нарушался нормальный ход эмбриогенеза, тем тяжелее были его последствия для организма. Вместе с тем, оказалось, что даже при резких отклонениях организмы могли быть жизнеспособны и плодовиты. Был получен ряд свидетельств, что аномалии и уродства нередко совпадали с видовыми и родовыми признаками. Эти данные произвели большое впечатление на русского зоолога Владимира Михайловича Шимкевича (1898), который стремился показать, что для многих случаев уродств и тем более незначительных аномалий можно найти аналогии в процессах видообразования. «Аномалии и уродства, – по его мнению, – представляют собой лишь скачки по тому пути, по которому идут индивидуальные уклонения вообще и по которым шло образование видов» (Шимкевич, 1909, с. 79). Среди значимых в этом смысле отклонений он называл также перенесение признаков одного пола на другой (гермафродизм) и гетеротаксию (смешение органов). Моделью формообразования, по мнению Шимкевича, могли служить также разнообразные случаи недоразвития или, напротив, переразвития органов, их разделения или слияния, неполного разделения особей-двойников, а также карликовость, гигантизм, альбинизм, меланизм, безрогость, редукция волосяного покрова и т. д. Многие из этих аномалий стали основой для появления специфических пород домашних животных: безволосых текинской и арабской пород лошадей, китайских собачек, длинноволосых ангорских кошек и кроликов, белоокрашенных пород гусей, уток, кроликов, мышей, крыс, бульдогообразных пород быков, собак и т. д. Шимкевич допускал, что резкие аномалии могут быть причинами происхождения крупных таксонов, оценивая наличие гигантских и карликовых видов у птиц, млекопитающих и рептилий (колибри и страус, мышь и кашалот, ящерица и гигантозавр, ёрш и белуга, сепиола

и осьминог) как доказательства огромной эволюционной значимости гигантизма и карликовости. Исчезновение конечностей у многих позвоночных совпадает с аномалиями недоразвития или слияния конечностей. Появление сходных аномалий у родственных организмов свидетельствует не только о единстве механизмов морфогенеза, нарушение которого обуславливает появление уродств, но и о принципиальной возможности возникновения новых крупных таксонов путем сальтаций.

Наиболее последовательный синтез идей мутационной теории, экспериментальной эмбриологии и тератологии реализовал Рихард Гольдшмидт в 1940 г. в книге «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940). Отправным пунктом в концепции Гольдшмидта стало разделение, вслед за Юрием Александровичем Филипченко, микро- и макроэволюции, основанное на принципиальном различии их генетических основ. Гольдшмидт классифицировал мутации по степени их влияния на организм на две категории – микромутации и системные мутации, проводя между ними резкую грань. Под первыми он подразумевал обычные генные, или точковые, мутации, которые изменяют лишь отдельные признаки организма, производя изменения, не выходящие за пределы видовых признаков. Результатом постепенной аккумуляции микромутаций является микроэволюция, т. е. «эволюция в пределах вида», обеспечивающая адаптацию вида к особым условиям территории, которую он в состоянии занять» (Goldschmidt, 1940, p. 183). Результатом такого приспособления является рост внутривидовой изменчивости и формирование в пределах вида «круга форм» или иными словами экологических рас. Отличия между ними носят преимущественно клинальный характер и не ведут к образованию нового вида, так как «подвиды: не являются на самом деле ни зарождающимися видами, ни моделью для возникновения видов. Они являются более или менее разнообразными тупиками внутри видов» (Ibid).

Источником образования разрывов, отделяющих один вид от другого, по мнению Гольдшмидта, могли служить совершенно иные, чем при микроэволюции мутации – системные или макромутации. К гипотезе о их существовании Гольдшмидт пришел на базе изучения фенокопий и гомеотических мутаций, вызывающих крупные скоординированные фенотипические изменения. Макромутации, по Гольдшмидту, возникали как крупные преобразования хромосом (инверсии, делеции, транслокаци),

менявшие физиологическую реакционную систему организма и тем самым ход индивидуального развития, приводя к возникновению нового вида, резко отличного от прежнего по комплексу признаков. Благодаря скоординированному характеру мутаций новая видовая форма оказывается сразу отделенной от исходной непроходимым разрывом без всяких переходных состояний.

Гольдшмидт полагал, что единственное генетическое изменение, происшедшее на самых ранних стадиях эмбриогенеза, изменяя цитоплазматические взаимодействия может серьезно влиять на скорость осуществления формообразовательных реакций, замедляя одни и ускоряя другие. При этом в качестве действующих агентов выступают различные гормоны, которые управляют локальными процессами роста, изменения их активность – активация или инактивация – приводят к результатам огромной морфологической значимости. В итоге изменяется ход индивидуального развития, возникает масса уродливых и аномальных форм. Однако среди них могут оказаться единичные экземпляры («обнадеживающие»или «многообещающие» монстры), которые в силу благоприятных обстоятельств могли уцелеть и дать начало новому типу организации, основав совершенно новую макроэволюционную ветвь. «Уродство, появляющееся благодаря единственному генетическому шагу, могло позволить занять новую средовую нишу и таким образом произвести одним шагом новый тип"(Goldschmidt, p. 390). Концепция Гольдшмидта, увидевшая свет в момент становления СТЭ, была подвергнута критике ее архитекторами, но стала популярной в конце 1970-начале 1990-х гг., в виду ее сходства с данными о последствиях изменений системы регуляции генов (Dietrich, 2003, Laubichler, 2009; см. также статью Тайссона в наст. сборнике), а в 1982 г. книга Гольдшмидта была переиздана с предисловием Стивена Гоулда.

Многочисленные концепции сальтационизма и неокатастрофизма в палеонтологии в первой половине XX века, опирались в трансформированном виде на представления ранних генетиков и эмбриологов о скачкообразной изменчивости как главной причине возникновения новых видов и других таксонов вплоть до типа, родов, семейств (Reif, 1986; Palmer, 1998; Колчинский, 2002; Sepkovsky, Ruse, 2009). Особенно бурное развитие они получили в немецком языковом пространстве, смыкаясь с идеалистической морфологией, учением об архетипах и телеологическим эволюционизмом в трудах Рудольфа Ведекинда, Эдгара Дакке, Карла Бойр-

лена, Адольфа Нэфа, Вильгельма Тролля и других авторов разного рода гипотез о типогенезе как особом механизме эволюции (Reif, 1999; см. также Левит «История эссенциализма», наст. сборник).

Наибольшую известность среди них получила концепция типострофизма О. Шиндевольфа, которую он разрабатывал почти полвека, находясь в открытой оппозиции к СТЭ. В наиболее полном виде она была изложена в книге «Основные проблемы палеонтологии» (Schindewolf, 1950), переведенной Юдифь Шэфер на английский язык и изданной в 1993 г. под редакцией Вольф-Эрнста Райфа в США. Её самобытность и оригинальность, тщательная обработка палеонтологического материала заставляла со вниманием относиться к взглядам и аргументам признанного во всем мире специалиста по ископаемым кораллам, червям, головоногим моллюскам, трилобитам, а также автора известных работ по эволюционной систематике, стратиграфии, тектонике и петрографии, философии и истории биологии (Лукина, 1972; Завадский, Колчинский, 1977; Reif, 1997; Колчинский, 2012).

Подобно многочисленным своим предшественникам Шиндевольф выделяет трехфазные циклы в филогенезе крупных таксонов (типогенез, типостаз и типолиз) (Schindewolf, 1950). На стадии типогенеза в результате мутаций, воздействовавших на ранних стадиях онтогенеза, изменяется общая организация и скачкообразно появляются новые формы разного таксономического ранга, названных автором «типами». Переходные формы между исходным и новым типами отсутствуют, так как «первая птица вылупилась из яйца рептилии». Сразу же после возникновения тип распадается на таксоны более низкого ранга (класс – на порядки, порядок – на семейства, семейства – на роды и т. д.). Внезапно и стремительно за короткий промежуток геологического времени возникает почти одновременно громадное число «подтипов», варьирующих основной «тип» в самых различных направлениях, но сохраняющих при этом основные черты. Здесь действует закон протерогенеза и макромутаций. Типовые признаки, как правило, являются неадаптивными, а естественный отбор не влияет на ход типогенеза. Возникшие во время типогенеза новые возможности эволюции реализуются во время типостаза, идущего под воздействием ортогенеза и ортоселекции, дошлифовавших в адаптивном отношении существующий тип организации. Повышаемая отбором приспособленность является завершением эволюции, а не ее началом, так как «естественный отбор является главным об-

разом негативным фактором, элиминирующий типы, существование которых в данных условиях невозможно» (Schindewolf, 1950, S. 416). Ортогенез, подавляя действие естественного отбора, нередко приводит к сверхспециализации, которой начинается следующая фаза цикла – типолиз. На этой фазе наблюдаются различные отклонения в онтогенезе: непропорциональное развитие отдельных органов, гигантский рост, многочисленные признаки дегенерации, ослабление воспроизводительных способностей и т. д. В итоге происходит вымирание таксонов, загнанных в эволюционный тупик неизбежно прогрессирующей специализацией. Это конец цикла. Естественный отбор быстро элиминирует сверхспециализированные или дегенерированные формы.

Герберт Геберер был одним из первым среди сторонников СТЭ, кто подверг гипотезу типостроф резкой критике, предложив взамен ее концепцию филетического типогенеза, названную впоследствии аддитивным типогенезом (Heberer, 1943, 1958). Суть аддитивного типогенеза заключается в том, что каждый тип тесно связан с предшествующим, отличается от него лишь добавлением одного или нескольких ключевых признаков. Таким образом, типогенез представляет собой непрерывную цепь суммации адаптивных новшеств. Геберер показал, что нет никакой связи между крупными геологическими событиями и массовыми вымираниями. Реальная же картина смены фаз расцвета, прогресса, регресса и вымирания таксонов, прослеженная им на уровне таких крупных таксонов, как трилобиты, аммониты, брахиоподы, амфибии, рептилии очень далека от построений палеонтологов-сальтационистов. Еще хуже укладываются в эти построения филогенез мелких таксономических единиц.

Впоследствии и другие палеонтологи подключились к критике концепции типогенеза. Во многих работах было доказано, что данное Шиндевольфом графическое изображение эволюции таксонов в виде постоянных по толщине прямых линий, проведенных от точки возникновения до вымирания скрывало подлинную динамику видообразования, колебания в разнообразии таксонов, в скорости вымирания. На самом деле практически каждая крупная группа ископаемых имела не одно, а множество фаз расцвета и упадка, что совсем недавно было еще раз убедительно показано на примере эволюции различных групп рептилий, давших начало птицам и млекопитающим (Татаринов, 2009). Филогенез более мелких систематических групп еще меньше был похож на схему

Шиндевольфа. Не просматривается внутренняя обусловленность перехода от цикла к циклу. Наступят ли циклы расцвета, регресса, прогресса или стазиса, зависит не от внутренней детерминации филогенетических событий, а от общего взаимодействия факторов эволюции, действующих в определенной среде. Так, например, анализ около 1200 родов брахиопод показал многократное наступление фаз расцвета в различных группах. Гипотетичными были и представления о причинах эволюции, так как сам автор признавал, что постулируемые им механизмы типогенеза и типостаза не действуют в настоящее время (Schindewolf, 1950). В своей последней работе он признал, что его прежние представления о крупных мутациях, лежащих в основе ключевых признаков таксонов высокого ранга и зависимости ранга вновь возникающего таксона от размера мутаций, уже больше не имеют значения (Schindewolf, 1969). Отказавшись от взглядов, которые он разрабатывал в течение всей жизни Шиндевольф фактически перешел на позиции эктогенетического неокатастрофизма, выдвинув оригинальную теорию влиянии космических излучений на ход коренных преобразований в органическом мире (Schindewolf, 1963). Однако, его космическая гипотеза лишь дополнила бесконечный список разного рода гипотез о тектонических, нептунических, климатических, газово-химических и астериодных факторах как причинах коренного обновления биоты.

Менее известна была концепция исторической биогенетики русского палеонтолога Дмитрия Н. Соболева (1924), хотя она была сформулирована ранее типострофизма О. Шиндевольфа и несла ряд оригинальных положений, направленных на синтез градуализма, сальтационизма и неокатастрофизма. Соболев выделял в каждой филогенетической ветви четырехфазные циклы смен стадий (стазибазис, анабазис, катабазис, метабазис), каждая из которых характеризуется особым законом: стазибазис – закон изменчивости и сохранения видов; анабазис – закон эволюции или органического роста; катабазис – закон обратимости эволюции; метабазис-закон прерывистости. Фазы стазибазиса и анабазиса он включал в эволюционный цикл биогенеза, а стадии катабазиса и метабазиса – в революционный цикл биогенеза. Повышение устойчивости, целостности и эффективности функционирования организма в фазе анабазиса Соболев объяснял биогеохимическими принципами Вернадского и специфическим стремлением жизни к концентрации свободной энергии вопреки второму закону термоди-

намики. Приведя примеры предварения онтогенезом филогенеза, различные случаи морфофизиологического регресса, неотении и т. д., Соболев ратовал за обратимость эволюции, позволявшей специализированным группам избежать вымирания и выйти вновь на путь морфофизиологического прогресса. Особое внимание он уделял тератологии и стремился для каждого случая аномалий и уродств, вызванных гетеротаксией, гетеротопией, гетерохронией и т. д. найти соответствующий случай видообразования.

Соболев предложил оригинальную гипотезу о причинах массовых вымираний организмов и коренных преобразований флор и фаун, в которой показывал целостность и взаимозависимость преобразований сообществ животных и растений, связанных с их возможностями регулировать газовый состав атмосферы. Непосредственной причиной хронологических совпадений диастроф (горообразования и вулканизма) и анастроф был «газовый голод» животных, вызванный колоссальным выделением углекислого газа в процессах орогенеза. Вымирание животных продолжалось до начала интенсивного использования растениями благоприятных условий для фотосинтеза, созданных повышенным содержанием углекислого газа в атмосфере и связанного с этим повышением температур. Бурное формообразование в мире растений, в конечном счете, обуславливали снижение содержания углекислого газа в атмосфере, восстановление благоприятных для животных условий и соответственно бурное формообразование у них, связанного также с наличием большого количества свободных экологических зон. Расцвет фауны в свою очередь усиливал процессы химического выветривания, сноса кальция в водоемы и захоронения там, уменьшения содержания углекислого газа в атмосфере, что вело к угнетению фотосинтеза и, в конечном счете, к массовому вымиранию растений. Эта гипотеза об активном воздействии живого вещества на собственную эволюцию и преобразование атмосферы фактически осталась незамеченной в те годы.

СТЭ И КОНЦЕПЦИЯ ПРЕРЫВИСТОГО РАВНОВЕСИЯ

Одно из основных положений СТЭ о единстве механизмов микро- и макроэволюции отнюдь не означало отрицание возможности резкого ускорения темпов эволюции в момент формирования новых видов и таксонов более высокого ранга.

Уже создателям СТЭ были известны реальные механизмы быстрого формобразования на базе полиплоидии, отдаленной гибридизации и т. д., послужившие основой для формирования гипотез о «генетической революции» и «внезапном видообразовании» (Эрнст Майр), «квантовом видообразовании» (Вильям Грант), «неоформогенном видообразовании» (Кирилл Михайлович Завадский). О геномных мутациях и перестройках онтогенеза как механизмах макроэволюции не раз писали Джордж Стеббинса, Вальтер Циммерманн, Армен Леонович. Тахтаджяна, Иван Иванович Шмальгаузен, Франц Шванитц и др. (Колчинский, 2002, с/ 317-391). Однако в отличие от сальтационистов все эти авторы крупные преобразования рассматривали не как причину эволюции, а как материал для действия естественного отбора.

За прошедшие десятилетия арсенал этих механизмов существенно расширился, что вызвало изменения в понимании конкретных путей и способов быстрого видообразования, а, в конечном счете, привело к выдвижению концепции «прерывистого равновесия» палеонтологами Стивеном Гоулдом и Нильсом Элдриджем (Eldridge, Gould, 1972). Она послужила основой жаркой дискуссии о необходимости нового синтеза в эволюционной биологии, когда одной из центральных задач стала проблема неравномерности темпов эволюции, вокруг которой и произошло своеобразное воскрешение коллизии дарвинизм – сальтационизм. Суть этой концепции, которую часто называли пунктуализмом, заключается в чередования длительных периодов медленных внутривидовых преобразований (стазис) с фазами бурного видообразования, когда в результате «генетической революции» по Эрнсту Майру, новые виды возникают в результате разветвления филогенетических линий из малочисленных краевых субпопуляций исходных видов. В итоге видообразование выступает как поставщик материала для макроэволюции, так как существует отбор видов. По мысли авторов этой гипотезы и их многочисленных сторонников, такой подход позволял снять многие трудности, возникающие при традиционном подходе к материалу, так как перерывы в летописи отражают путь, которым идет эволюция, а не являются следствием ее фрагментарности и неполноты (Princehouse, 2009).

Столь радикальный подход вызвал дискуссию вокруг концепции прерывистого равновесия, большинство участников которой пришли к выводу, что между понятиями «постепенная» и «прерывистая» имеется лишь количественная разница: длительный

процесс предстает мгновенным событием, будучи изображен на сжатой временной шкале. О неравномерности эволюции можно говорить лишь применительно к ограниченному отрезку времени. Аналогичные расчеты и рассуждения со временем стали характерными и для сторонников концепции «прерывистого равновесия» (Williamson, 1981). Поэтому пунктуализм и градуализм стали рассматривать как дополнительные понятия. Архитекторы СТЭ указывали на её совместимость с новейшими открытиями в области молекулярной биологии, экологии, биологии развития и палеонтологии (Stebbins, Ayala, 1981; Mayr, 1982; Wright, 1982). Они справедливо отмечали, что прерывистое равновесие не создает для них дополнительных трудностей: длительный стазис можно объяснять действием стабилизирующего отбора, а быстрое изменение – теорией смещающегося равновесия Сьювелла Райта для малых популяций, при резких изменениях условий существования и/или в случае прохождения вида или какой либо его изолированной части, популяции, через «бутылочное горлышко», ведущее, как правило, к «генетической революции». Авторов пунктуализма критиковали за неверную оценку адаптаций, играющих ключевую роль в видообразовании и за преувеличение роли естественного отбора на уровне видов (Maynard Smith, 1981). Многие посчитали, что пунктуалисты существенно преуменьшили роль естественного отбора в эволюции, и Гоулд в поздних работах приложил максимум усилий, чтобы исправить создавшееся впечатление и исключить возможность неправильного понимания его идей (Gould, 2007). Он разъяснял, что для лучшего понимания процессов эволюции следует признать существование многоуровневого отбора, в том числе отбора на уровне генов, клеточных линий, организмов, популяций, видов и клад.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В отличие от дискуссий, имевших место в истории эволюционизма 60-100 лет тому назад, в наши дни происходит не столько дальнейшее теоретическое размежевание сальтационизма и селекционизма, сколько постепенное их сближение на основе обоюдной внутренней трансформации. Уже в трудах создателей СТЭ, а также в многочисленных работах палеонтологов, эмбриологов, молекулярных генетиков, систематиков и т. д. были высказаны главные аргументы в пользу быстрого сальтационного возникновения но-

вых признаков, видов, способных стать основой формирования таксонов более высокого ранга, а также ускоренного обновление флоро-фаунистических комплексов в переломные моменты истории биосферы. Вместе с тем выяснилось, что все это происходит при участии естественного отбора. Принять различного рода «девиации», «анастрофы», «перечеканки» и т. д. можно лишь при допущении целесообразности как неотъемлемом свойстве жизни, что само по себе оказывалось невозможным без веры в целеполагание, а в конечном, счете в Верховный Разум. Физикализация биологии, внедрение в неё экспериментального метода и т. д. сделали неприемлемыми для ученых телеологические и теологические объяснения. В результате даже сторонники сальтационизма-неокатастрофизма в первые десятилетия XX в. считали для себя неприличным ссылаться на работы своих учителей, открыто или косвенно построенных на телеологии или тем более на теологии. Многие из них оставили монументальные, нередко многотомные труды, представлявшие собой подлинные энциклопедии эволюционно-биологических знаний своего времени, поданных с позиций сальтационизма и типологии, противопоставляя их чаще всего дарвинизму, а затем СТЭ. Вместе с тем в «Происхождении видов» были собраны основные доказательства в пользу крупных новообразований как возможного материала для действия естественного отбора и видообразования. Сейчас в качестве исходного материала для быстрого становления новых таксонов называют крупные перестройки генома, частичные или полные дупликации, потери генов, инвазии мобильных генов, горизонтальные переносы генов и геномов, ведущие к симбиогенезу, отдаленную гибридизацию, тератогенез, неотения и т. д. (Lynch, 2007; Barton et all, 2007; Coyne, 2009; Ruse, Trivers. 2009; Колчинский, 2012). В настоящее время исчезают принципиальные отличия между сторонниками сальтационистского и градуалистического объяснения эволюции. Синтез сальтационизма и селекционизма это не задача будущего, а процесс фактически идущий в течение всего развития эволюционной идеи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бэр, К. Избранные работы. М.; Л.: Гос. изд-во, 1924. (Классики естествознания, кн. 11).

Вальтер, И. История Земли и жизни / Пер. с нем. Г. И. Кваша. С кратким словарем геологических терминов и другими дополнениями. Санкт-Петербург: Изд-во П.П. Сойкина, 1912.

Дарвин, Ч. Записные книжки 1832–1836 годов // Дарвин, Ч. Сочинения в 9 т. Т. 9. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 3–76.

Дарвин, Ч. Очерк 1844 // Дарвин, Ч. Сочинения в 9 т. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 113–252.

Жоффруа Сент-Илер, Э. Избранные труды / Пер. А. В. Юдиной. М.: Наука, 1970.

Завадский, К.; Колчинский, Э. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л.: Наука, 1977.

Козо-Полянский, Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж: Воронежское областное книгоиздательство, 1937.

Колчинский, Э. Неокатастрофизм и селекционизм: Вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки). Санкт-Петербург: Наука, 2002.

Колчинский, Э. (отв. ред.-сост.) Чарльз Дарвин и современная биология: Труды Международной научной конференции (21–23 сентября 2009 года, Санкт-Петербург). Санкт-Петербург: Нестор-История, 2010.

Колчинский, Э. Синтетическая концепция макроэволюции О. Шикдельвольфа // Создатели современного эволюционного синтеза. СПб.: Нестор-История, 2012, с. 943–993

Коржинский, С. И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов // Записки Императорской Академии наук, 1899, сер. VIII, т. IX, № 2, с. 1–94.

Лукина, Т. А. К развитию представлений о макроэволюции (эволюционные воззрения О. Г. Шиндевольфа) // Закономерности прогрессивной эволюции: Сб. ст. / АН СССР, Институт истории естествознания и техники, Ленинградское отделение, Сектор эволюционной теории; отв. ред. К. М. Завадский. Л., 1972, с. 225–241.

Соболев, Д. Н. Начала исторической биогенетики. Харьков; Симферополь: Гос. изд-во Украины, 1924.

Татаринов, Л. П. Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные. М.: ГЕОС, 2009.

Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботанич. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1593–1603.

Шимкевич В. М. Аномалии и их значение // Образование, 1898, № 12, с. 34–47.

Шимкевич В. М. Уродства и происхождение видов. Санкт-Петербург; Москва: Товарищество М. О. Вольф, 1909.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946.

Barton, N. et al. evolution. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007.

Chambers, R. Vestiges of the Natural History of Creation. London: J. Churchull, 1944 (New York: Leicester U.P., 1969).

Cuvier, G. Le règne animal. 4 tomes. Paris: Deterville, 1817.

Darwin, Ch. The red notebook // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.), 1980, vol. 7, p. 31–164.

De Vries, H. Die Mutationstheorie. Versuche und Beobactungen über die Entstehung der Arten in Pflanzenreich. Leipzig: Veit & Comb, 1901–1903. Bd. 2. 1901.

De Vries, H. Gruppenweise Artbildung unter spezieller Beruchtsichtigung der Gattung Oenothera. Berlin: Borntraeger, 1913.

Dietrich, M. Richard Goldschmidt: Hopeful monsters and other «heresiès» // Nature Reviews Genetics, 2003, vol. 4, p. 68–74.

Eldredge, N.; Gould, S. Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism // Schopf, Th. (ed.) Models in Paleobiology. San Francisco: Cooper & Co, 1972, p. 82–115.

Geoffroy Saint-Hilaire, I. Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux etc. ou Traite de teratologie. Bruxelles: Bibliothèque universelle de la jeunesse, 1837. T. 3.

Goldschmidt, R. The Material Basis of Evolution. New York: The Yale Univ. Press, 1940 (2nd ed. 1982).

Gould, S. The Richness of Life: The Essential Stephen Jay Gould / Ed. S. Rose (Foreword by O. Sacks). London: W.W. Norton & Co, 2007.

Gould, S.; Eldredge, N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology, 1977, vol. 3 (no. 2), p. 115–151.

Heberer, G. Das Typenproblem in der Stammensgeschichte // Heberer, G. (Hrsg.) Die Evolution der Organismen. Jena: Gustav Fischer, 1943, S. 545–587.

Heberer, G. Zum Problem der additiven Typogenese // Systematics of Today (Proceedings of a symposium). Uppsala Universitets Årsskrift, 1958, vol. 6, p. 40–47.

Heer, O. Untersuchungen über das Klima und die Vegetationsverhältnisse des Tertiarlandes. Winterthur: J. Wurster u. Co., 1860.

Heer, O. Die Urwelt der Schweiz. Zürich: J. Wurster u. Co., 1865.

Hofmeister, W. Handbuch der physiologischen Botanik. Bd. 1. Leipzig: W. Engelmann, 1867.

Huxley, L. Life and Letters of Thomas Henry Huxley. Vol. 1–2. London: Macmillan, 1900.

Kaup, J. Skizzierte Entwicklungsgeschichte und naturliches System der europäischen Tierwelt. Darmstadt, Leipzig: Carl Wilhelm Leske, 1829.

Kölliker, A. Über die Darwinnische Schopfungstheorie // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1864, Bd. 14, S. 174–186.

Kölliker, A. Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Pennatulidesstammes, nebst allgemeinen Betrachtungen zur Descendenzlehre. Frankfurt am Main: Winter, 1872.

Korzhhinskij, S. Heterogenesis und Evolution // Naturwissenschaftl. Wochenschrift, 1899, Bd. 14, S. 24.

Coyne, J. Why Evolution is true? Oxford: Oxford Univ. Press, 2009.

Lynch, M. The Origins of Genome Architecture. Sunderland (Mass.): Sinauer Associates, 2007.

Laubichler, M. Goldschmidt Richard Benedict // Ruse, M.; Travis, J. (eds.) Evolution. First four Billions years. London, Cambridge (Mass.): The Belknap Press, 2009, p. 610–611.

Maynard-Smith, J. Macroevolution // Nature, 1981, vol. 289 (5793), p. 13–14.

Palmer, T. Catastrophism, Neocatastrophism and Evolution. Nottingham: The Society for Interdisciplinary Studies, 1998.

Princehouse, P. Punctuated equilibria and speciation: what does it mean to be a Darwinian? // Sepkoski, D.; Ruse, M. (eds.) The Paleobiological Revolution. Essays on the Growth of Modern Paleontology. Chicago: The Univ. of Chicago Press, 2009, p. 149–175.

Mayr, E. Speciation and macroevolution // Evolution, 1982, vol. 36 (6), p. 1119–1132.

Reif, W. The search for a macroevolutionary theory in German paleontology // J. Hist. Biol., 1986, vol. 19 (1), p. 79–130.

Reif, W. Typology and the Primacy of Morphology: The Concepts of O. H. Schindewolf // Neues Jarhbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlugen, 1997, Bd. 205, p. 355–371.

Reif, W. Deutschsprachige Paläontologie im Spannungsfeld zwischen Macroevolutionstheorie und Neo-Darwinismus (1920–1950) // Engels, E.; Junker, T.; Weingarten, W. (Hrsg.) Entstehung der Synthetischen

Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950. Berlin: VWB, 1999, S. 151–188.

Ruse, M.; Travis, J. (eds.) Evolution. First four Billions years. Cambridge (Mass.), London: The Belknap Press, 2009.

Schindewolf, O. Grundlagen der Paläontologie. Stuttgart: Schweizerbart, 1950.

Schindewolf, O. Neokatastrophismus // Zs. Deutsch. Geol. Gesell., 1963, Bd. 114 (2), S. 430–455.

Schindewolf, O. Über den «Typus» im morphologischer und phylogenetischer Biologie // Akad. d. Wissensch., mathem.-naturwiss. Kl., 1969, Bd. 4, S. 56–131.

Sepkoski, D.; Ruse, M. The Paleobiological Revolution. Essays on the Growth of modern Paleontology. Chicago: The Univ. of Chicago Press, 2009.

Simpson, G. The Major Features of Evolution. New York: Columbia Univ. Press, 1953.

Stebbins, G., Ayala, Fr. Is a new evolutionary synthesis necessary? // Science, 1981, vol. 213, (4511), p. 967–971.

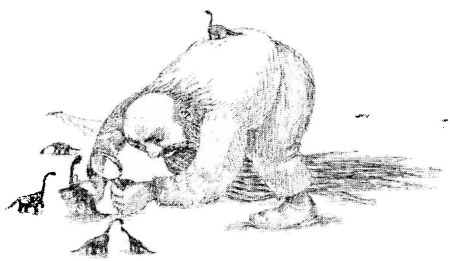
Süess, E. Über die Verschiedenheit und die Aufeinanderfolge der tertiären Landfaunen in der Niederung von Wien // Sitzber. d. math.-naturwiss. Kl. d. Kais. Akad. d. Wissensch., 1863, Bd. 47, S. 306–334.

Süess, E. Das Antlitz der Erde. Bd. 1. Prag, «F. Tempsky»; Leipzig, G. Freitag, 1883–1885.

Walther, I. Über die Lebenweise fossiler Meersthiere // Zs. der Deutsch. geol. Gesellschaft, 1897, Bd. 2, S. 209–273.

Williamson, P. Morphological stasis and developmental constraint: real problem for Neo-Darwinism // Nature, 1981, vol. 294, p. 214–215.

Wright, S. Character change, speciation and the higher taxa // Evolution, 1982, vol. 36 (3), p. 427–443.



ЗАБЫТЫЙ «СТАРО-ДАРВИНИСТСКИЙ» СИНТЕЗ: эволюционная теория Людвига Г. Плате (1862-1937)[1]

Геогий Левит, Уве Хоссфельд

The Forgotten "Old-Darwinian" Synthesis: The Evolutionary Theory of Ludwig H. Plate (1862-1937)[1]

Georgy S. Levit, Uwe Hoßfeld

Abstract

The German zoologist and geneticist Ludwig Plate was a pupil and successor of the "German Darwin" Ernst Haeckel as the director of the Institute of Zoology at Jena University. Plate campaigned for a revival of the original Darwinism. His research program, which he labelled "old-Darwinism", proclaimed the synthesis of selectionism with "moderate Lamarckism" and orthogenesis. This article reconstructs and analyses Plate's "old-Darwinian" synthesis and sheds light on Plate's controversial biography, especially his conflict with Haeckel.

Резюме

Немецкий зоолог и генетик Людвиг Плате был учеником и преемником «германского Дарвина» Эрнста Геккеля, директора института зоологии в Йенском университете. Плате выступал за возрождение первоначального дарвинизма. Его научная программа, которую он назвал «старым дарвинизмом», провозглашала синтез учения об отборе с «современным ламаркизмом» и ортогенезом. В этой статье реконструируется и анализируется «стародарвиновский» синтез Плате и освещаются спорные моменты его биографии, прежде всего его конфликт с Геккелем.

1. ВСТУПЛЕНИЕ

Зоолог и генетик Людвиг Герман Плате (1862-1937), ученик Эрнста Геккеля (1834-1919) и его преемник в Йенском университете, был одной из наиболее важных фигур в «предсинтетический» период (первая треть XX века) эволюционной биологии в конти-

[1] Наше исследование было поддержано *Deutsche Forschungsgemeinschaft* (HO 2143/5-2).

нентальной Европе. Плате выступал за возрождение «подлинного дарвинизма», комбинируя учение об отборе с неоламаркистскими идеями, и большинство его современников во всем мире считали его подлинным защитником дарвинизма. Так, выдающийся русский биолог, и географ, автор антидарвиновской концепции номогенез Лев Семёнович Берг (1876-1950) видел в Плате своего главного научного противника ([Berg, 1922, 1926). Знаменитый американский палеонтолог Генри Ф. Осборн (1857-1935), который искал компромисс между учением об отборе и неоламаркистскими методологиями, также удостоил Плате титулом «выдающегося селекциониста» (Osborn, 1926). Другой современник Плате, шведский антидарвинист, историк науки Эрик Норденшельд (Нордескильд) (1872-1933), утверждал, что книга Плате «Принцип отбора» (Selektionsprinzip) Плате (1913) содержит «все, что в наше время можно привести в защиту стародарвинизма. И Плате, будучи его лидером, сослужил стародарвинизму большую службу благодаря своим богатым знаниям, твердым убеждениям и честности» (Nordenskiöld, 1928, p. 572). Норденскильд относил Плате к умеренным дарвинистам, противостоявшим высокомерной позиции своего учителя Геккеля и выбравшим тот путь, которому следовал сам Дарвин.

Селекционисты также считали Плате одним из самых важных своих оппонентов-теоретиков. Например, в работах русского эволюционного морфолога Алексея Н. Северцова (1866-1936) Плате один из самых цитируемых авторов (Sewertzoff, 1931) (Levit et al., 2004).

Большинство германских биологов-эволюционистов обращались к Йенскому зоологу или за поддержкой своих собственных взглдов, или как к серьезному теоретическому оппоненту. Сторонники и «творцы» германского эволюционного синтеза также не обошли молчанием работы Плате (см., например, Heberer, 1943). Это можно проиллюстрировать на примере немецкого зоолога Бернхарда Ренша, который, бесспорно, принадлежит к лидерам в немецком «синтетическом» движении. Как подчеркивает Томас Юнкер (Junker, 2004, S. 166], Ренш самый цитируемый автор в «Систематике и происхождении видов» Эрнста Майра (Mayr, 1942). По иронии судьбы, в первом издании своих «Новых проблем эволюционного учения» (Rensch, 1947) Ренш цитировал Майра всего 5 раз, а на Плате ссылается 23 раза. Плате в главной «синтетической»

Рис. 1. *Портрет Людвига Г. Плате (1862-1937)*

книге Ренша опережает даже Дарвина, на которого есть 19 ссылок[1]. В третьем издании этой книги Ренш (Rensch,1972) цитировал Майра уже 14 раз, но Плате со своими 18 ссылками все равно лидирует.

Как эмпирические, так и теоретические работы Плате имели огромное влияние во время его жизни и до сих пор цитируются в морфологической литературе (напр., Reynolds, 2002); Vorster, Starck, 2003). Его труд был переведен на русский (Н. Плате, 1928).

---

[1] Диспропорции в числе ссылок частично связаны с тем, что для Ренша было затруднительно доставать иностранную литературу. Ренш сообщает, что он получил «Систематику» Майра (1942) лишь после того, как он прочитал первую корректуру своей книги. Однако это не объясняет большое количество ссылок на Плате.

Но несмотря на чрезвычайную важность Плате для исторической реконструкции «предсинтетического» периода в эволюционной биологии XX века, всего несколько авторов описывали и анализировали эволюционную теорию Плате в исторической перспективе (Uschmann, 1959; Penzlin, 1994). Поэтому основная цель этой статьи – показать в «истинном свете» германское движение «стародарвинизма», как оно представлено в работах Плате. Кроме того, мы кратко обсудим проблему резкого снижения интереса к идеям Плате после Второй мировой войны даже в немецкоговорящем мире, что, по нашему мнению, частично можно объяснить спецификой личности и биографией Плате, а частично – теоретическим развитием эволюционной биологии.

2. БИОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Людвиг Герман Плате (рис. 1) родился 16 августа 1862 г. в Бремене (Германия), в семье учителя. В 1882 г. он начал изучать математику и естественные науки в Йене, Бонне и Мюнхене (Plate, 1935). Его интерес к эволюционной теории возник уже при посещении лекций Э. Геккеля в Йене. Однако «настоящую зоологическую практику» Плате прошел у своего учителя Рихарда Гертвига (1850-1937), который читал лекции в Мюнхене и Бонне и произвел огромное впечатление на молодого ученого. Позже Гертвиг стимулирует его к написанию докторской диссертации (Plate, 1935; Böhm, 1994). Плате получил докторскую степень в 1886 г. в Йенском университете, защитив диссертацию по *Rotatoria (Rotifera)* (Plate, 1886) и сдав устный экзамен по химии Й. Г. А. Гойтеру (1833-1889) и по зоологии/ботанике Геккелю. Уже через два года (1888) Плате получил доцентуру (Habilitation)[1] по зоологии в Марбургском университете и вскоре стал признанным специалистом в области зоологии и эволюционной теории. В 1898 г. он начал преподавать зоологию в ветеринарном колледже [Tierärztliche Hochschule] в Берлине и после короткого периода службы куратором в Музее морских наук в Берлине стал штатным профессором зоологии (1905) в сельскохозяйственном колледже в Берлине (Landwirtschaftliche Hochschule).

---

[1] Habilitation (доцентура), – процедура получения venia legendi (права читать независимые курсы) состоит из второй диссертации и экзамена на право преподавать.

Три года спустя (1908) Геккель решил оставить должность директора Иститута зоологии, и Йенский университет предложил Плате занять место Геккеля. После переговоров и при активной поддержке самого Геккеля Плате получил эту должность в январе 1909 г. и занимал ее до ухода на пенсию в 1935 г. (Uschmann, 1959, S.. 201).

Плате был активным полевым биологом и предпринял несколько экспедиций в Южную Америку, США, Грецию и на Багамы, где изучал морскую зоологию. По свидетельству самого Плате эти экспедиции сыграли важную роль в развитии его интереса к эволюционной теории и в получении материалов для сравнительно-анатомических исследований (Plate, 1935, S. 85). До переезда в Йену его интерес был сфокусирован на коловратках и моллюсках. В Йене морфологические интересы Плате распространились на другие группы, включая насекомых, пауков, рептилий, амфибий, птиц и млекопитающих, при этом он сочетал морфологические исследования с изысканиями в области генетики и эволюционной теории (Böhm, 1994). Плате еще в Берлине всерьез включился в генетические исследования (см., например, Plate, 1900,1905,1906) и продолжал их в Йене (Plate, 1911/12; 1913). Эти исследования завершились собственной теорией наследственности Плате, конечную версию которой он изложил в некоторых своих позднейших статьях (напр., 1932) и окончательно сформулировал в трех томах своей «Генетики» (Vererbungslehre), насчитывавшей более 3000 стр. (Plate, 1932-1938).

За научные заслуги Плате был избран членом Академии «Леопольдина» (Галле на Заале) (1933), а также членом академий наук в Будапеште и Стокгольме. Он также получил Кобургский Рыцарский Крест Первой Степени и *(Coburger Ritterkreuz I)* и Орден Красного Орла Четвёртой Степени *(Roter Adlerorden IV)*[1].

В биографии Плате есть весьма сомнительные эпизоды. Сразу после того, как Плате получил пост директора Института в Йене, у него произошел личный конфликт с Э. Геккелем (Schmidt, 1921). Этот конфликт детально описал биолог Адольф Хайльборн, который принадлежал к кругу ближайших друзей Геккеля (Heilborn, 1926). В книге с эффектным заглавием «Лировская трагедия Эрн-

[1] Архив Йенского университета [UAJ], Personalakte Plate, Bestand D, Nr. 3000.

ста Геккеля» «Die Leartragödie Ernst Haeckels»[1] и в серии статей в газетах Хайльборн осуждал Плате за то, что тот превратил последние десять лет жизни Геккеля «в десятилетие мученичества Геккеля», что привело к его изоляции в его же собственном доме «Вилла Медуза» (Ibid, S. 1, 53). Такое видение ситуации поддерживали Густав Швальбе (1844-1916), Рихард Гертвиг, Макс Ферворн (1863-1923) и многие другие. Суть обвинений со стороны Хайльборна – несправедливые денежные претензии к Геккелю, которого Плате обвинил в растрате денег Института и использовании институтской библиотеки в личных целях, а также в оскорбительном поведении по отношению к Геккелю (напр., Плате вытеснил Геккеля из его комнат в Филогенетическом музее).

Плате публично отверг обвинения (Plate, 1920, Die Umschau, 6 Jan., S.. 109-111] и изложил свою версию происшедшего. Он не отрицал сам факт конфликта с Геккелем и повторил свои обвинения. Например, Плате инкриминировал Геккелю растрату 5200 марок: «Геккель приобретал множество книг, как написанных им, так и тех, в которых его хвалили, и раздавал их своим друзьям и покровителям» (Ibid, S. 109][2]. Чтобы защитить свое доброе имя, Плате начал судебный процесс. Довольно детальную информацию об этом можно найти в газете «Йенская народная газета» «Jenaer Volksblatt»[3]. В Йене проходили открытые слушания; на «шоу» даже продавали билеты. Газета сообщала, что вначале симпатии были на стороне Хайльборна, и что Хайльборн выиграл дело. Судья постановил, что «Геккель пережил трагедию» и объявил Плате виновным (Ibid, p. 7). Однако суд второй инстанции вынес решение в пользу Плате, и Хайльборна присудили к выплате 900 марок[4]. Плате с гордостью писал в своей автобиографии, что он выиграл процесс против «еврейского антрополога» и вновь осуждал Геккеля за то, что тот оклеветал его «в невероятной форме» (Plate, 1935, S. 84).

Однако версия Хайльборна находит поддержку в недавно опубликованной переписке между Геккелем и его молодым последо-

---

[1] Заглавие намекает на трагедию Шекспира «Король Лир».

[2] Немецкий оригинал: "Haeckel hatte massenweise seine eigenen Bücher oder Schriften, die ihn lobten, auf Institutskosten angeschafft und an Freunde und Gönner verschenkt."

[3] Jenaer Volksblatt, Nr. 266-267, 11th and 12th of November, 1920.

[4] Jenaer Volksblatt, Nr. 152,2nd of July, 1921.

вателем, другом и популяризатором Вильгельмом Бёльше (1861-1939). Действительно, вначале Геккель был очень оптимистично настроен относительно назначения Плате в Йену. В письме, датированном 29 декабрем 1908 г. он писал, что Плате во всех отношениях лучший преемник на этот пост.. (Nöthlich, 2002, S. 214). Однако уже 27 июля 1909 г. Геккель сообщает о тяжелом и долгом конфликте с Плате и жалуется, что сразу же после вхождения в должность Плате сказал ему в «исключительно неприемлемой форме» (Геккель подчеркнул слово «неприемлемой»), что он (Плате) – единственный директор Филетического музея, и что Геккель должен следовать его указаниям. Больше того, Геккель сообщает, что Плате разбирал его архивы в его отсутствие и обвинил его в злоупотреблении университетскими фондами (в покупке книг для личных нужд). «От деталей его «расследования» волосы становятся дыбом», закончил Геккель (Ibid, S. 218). В другом письме (June 24, 1912) Геккель упоминает о бойкоте против Плате как реакции на его «отвратительное поведение» по отношению к предшественнику (Ibid, S. 245).

Как бы то ни было, деятельность Плате в качестве директора Филетического музея была очень успешной и Геккель соглашался, несмотря на их личный конфликт, что музей работает в соответствии с его первоначальными идеями (Penzlin, 1994).

Конфликт Плате с Геккелем – не единственная темная сторона его биографии. Он был известен как убежденный антисемит и сторонник германского националистического движения задолго до того, как национал-социализм пришел к власти. Уже в 1904 г., вместе с поборником «расовой гигиены» Альфредом Плёцом (1860-1940) и юристом Анастасисом Норденгольцом, Плате основал журнал «Архив расовой и социальной биологии» «Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie», ставший главной трибуной для расовой теории.

Национализм Плате привел его к конфликту с либеральными общественными организациями. Например, 6 января 1920 г. Веймарское правительство было вынуждено реагировать на конфликт между Плате, студенческими организациями и социал-демократами, членами муниципального совета Йены. Плате обвиняли в использовании своей должности для политической пропаганды против социал-демократов и в пользу национализма и антисеми-

тизма[1]. Тремя годами позже Йенская организация студентов-республиканцев написала письмо в Государственное министерство Тюрингии (аппарат обслуживающий главу Тюрингии), в котором Плате повторно обвиняли в том, что он оправдывал в своих лекциях погромы и обвинял евреев в пропаганде сексуальной распущенности и социал-демократии[2]. Хотя в отличие от многих других немецких биологов (Junker, Hossfeld, 2002] Плате никогда не был членом ни СС, ни НСДАП, он недвусмысленно подчеркивал свои антисемитские убеждения и свою лояльность к национал-социалистической идеологии не только в лекциях и разговорах, но также в своих публикациях (см.. например, Plate, 1934, S. 280). Симпатии Плате к национал-социалистическому движению воплотились в конкретные действия. Например, в 1930 г. он поддерживал назначение Ганса Ф. К. Гюнтера, известного как «расовый Гюнтер») (Rasse-Günther-Гюнтер) (1891-1968) на должность ординарного профессора социальной антропологии в Йенском университете вопреки ректору и совету университета[3]. Высказываясь за назначение Гюнтера, Плате писал: «Он сослужил большую службу тем, что открыл тысячам глаза на расовые различия и помог людям придти к заключению, что германцы должны гордиться своей наследственностью, которую следует охранять от низкосортных генетических наборов (Плате имеет в виду нации – *Авт.*)»[4]. Плате также изложил свои взгляды в нескольких газетных статьях[5].

---

[1] См. "Die Stellungnahme der Universität zur Resolution des Jenaer Gemeinderats vom 20. November 1919 und die Beschwerde gegen die politische Betätigung des Professors Plate 1919" UAJ, Bestand BA, Nr. 947.

[2] См. Thüringisches Hauptstaatsarchiv Weimar [ThHStAW], Personalakte Plate, Bereich Volksbildung 23373.

[3] See: UAJ, N, Nr. 46/1, Brief vom 21. März 1930, Bl. 159-166.

[4] „Er hat das grosse Verdienst,Tausenden den Blick für Rassenunterschiede geöffnet und ihnen die Erkenntnis gebracht zu haben, dass wir Deutsche stolz sein sollen auf unser Erbgut und es vor Überfremdung und Vermischung mit minderwertigeren Anlagen behüten müssen." Ibid.; for further information see also (Hoßfeld 2003, S. 519-574; Hoßfeld, 2004).

[5] See: *Deutsche Zeitung*, Nr. 127,35. Jg., 1. Juni 1930 – Für Hans Günther. Einspruch gegen den Protest des Rektors und Senats der Universität Jena. (Verf. L. Plate); *Jenaische Zeitung*, Nr. 127,2.6.1930, S. 4 – Um die Professur Dr. Günthers. Für Hans Günther. (Verf. L. Plate).

Частью национал-социалистической идеологии, которую страстно отстаивал Плате, была идея поощрять женщин сосредотачиваться на ролях жен и матерей, и в то же самое время ограничивать их профессиональную деятельность. Плате активно поддерживал эти антифеминистские взгляды, которые можно проиллюстрировать на примере долгого конфликта между ним и единственной женщиной-профессором в Йенском университете, Матильдой Ваертинг (1894-1977)[1]. Плате публично нападал как лично на Ваертинг, так и на феминистское движение в целом[2]. Конфликт закончился к увольнению Ваертинг 1 июля 1933 г. по решению гауляйтера Фрица Заукеля (глава Веймарского района (Gau))17[3]. Плате официально занимал свой пост в Йене до 1935 г. и вскоре после этого, 16 ноября 1937 г., умер.

Тяжелый характер Плате в сочетании с его отчетливой преданностью идеологии национал-социализму объясняют, по крайней мере частично, резкое уменьшение ссылок на его работы в послевоенную эпоху. Это резко контрастирует с его бесспорным влиянием в первой трети столетия.

3. ВЗГЛЯДЫ ПЛАТЕ НА МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Плате думал, что предложил концепцию, объединяющую все значительные теоретические движения и новые дисциплины в биологии его времени. Он разрабатывал научно-исследовательскую программу, которую назвал «стародарвинизмом» (в противовес неодарвинизму Вайсманна и Уоллеса) и следовал ей в течение более чем тридцати лет экспериментальных и теоретических работ (например, Plate 1913b, 1925,1932-1938).

Кроме Дарвина и самого себя, Плате относит к стародарвинистам Эрнста Геккеля, Ричарда Семона (1859-1919), Вильгельма Ру (1850-1924), Ричарда Гертвига, Фрица фон Веттштейна (1895-1945), Бертольда Хачека (1854-1941), Яна Паулюса Лотси (1867-1941),

---

[1] See: UAJ, Bestand BA, Nr. 957, Bl. 40, Akte Dienststrafverfahren gegen M. Vaerting 1930 -UAJ, Bestand BA, Nr. 957; see also Plate's article against Vaerting with the title "Ein Beispiel sozialistischer Leichtfertigkeit", *Deutsche Zeitung* vom 19. Juli 1927.

[2] See: UAJ, Anlage zu Bestand BA, Nr. 957, Nr. 12; see also (Plate 1930; Naumann 2001).

[3] See: (Hoßfeld, John et al. 2003, S. 1108).

Франца Вайденрайха (1873-1948) и даже будущего «соавтора» эволюционного синтеза Бернхарда Ренша (1900-1990). По Плате, стародарвинизм точно следует первоначальным идеям Чарльза Дарвина, вместе с тем адаптируя и усваивая все полезные достижения, доступные эмпирической проверке. Стародарвинизм, с точки зрения Плате, был единственной эволюционной теорией, способной соединить все плодотворные теоретические подходы (ламаркизм, селекционизм, ортогенез) с такими наиболее передовыми областями экспериментальной биологии, как генетика.

Основным предположением «стародарвинистского» синтеза Плате было то, что чистый селекционизм, основанный на случайной изменчивости и естественном отборе, не может объяснить все многообразие эволюционных явлений:

- «Дарвинизм – это «стохастическая теория», учитывающая изменения, происходящие случайно у особей определенных видов» (Plate, 1913, S. 222).
- «Однако гармоническая модификация различных признаков гораздо легче объяснима с ламаркистской точки зрения» (Ibid, S. 224)[1].

3.1. Общие взгляды Плате на борьбу за существование и естественный отбор

По Плате, борьба за существование является универсальным феноменом: «Строго говоря, борющихся за существование столько же, сколько организмов» (Plate, 1913, p. 226)[2]. Плате различал две формы борьбы за существование: борьба с абиотическими факторами (температура, свет, влажность, засуха и т.д.) и биотическими факторами (другими организмами). Первая форма не обязательно связана с естественным отбором и эволюционным прогрессом[3],

---

[1] Немецкий оригинал: "der Darwinismus ist eine 'Zufallstheorie' d.h. er rechnet mit den bei den Individuen einer Art 'zufällig vorhandenen Variationen'." [....] „Jedoch ist die harmonische Abänderung zahlreicher Merkmale vom Lamarckschen Standpunkt aus bedeutend leichter zu verstehen und kann daher als ein indirektes Zeugnis zugunsten der Vererbung somatischer Variationen angesehen werden.

[2] Немецкий оригинал: "Es gibt also streng genommen in der Natur ebenso viele Kämpfer ums Dasein, wie es Organismen gibt."

[3] Vervollkommnung (усовершенствование, следование по пути прогресса) в словаре Плате.

тогда как конкуренция во втором случае появляется из-за перенаселенности и автоматически приводит к отбору наиболее приспособленных. Однако естественный отбор – нечто большее, чем просто следствие перенаселенности.

Классификация естественного отбора, данная Плате, с некоторыми модификациями следует классификации Ллойда С. Моргана (1852-1936).

Первую форму естественного отбора Плате называл «естественной элиминацией». Естественная элиминация включает в себя «неизбирательную элиминацию», происходящую в результате катастрофических событий и «отбор или индивидуальную элиминацию» недостаточно адаптированных особей. Как правило, «неизбирательная элиминация» мало влияет на эволюционные процессы, но в определенных случаях может воздействовать на филетическую эволюцию, например, когда особи, выжившие в катастрофе, передают часть видовых признаков своему потомству (Plate, 1913, S. 233).

Однако обычно эволюционный прогресс идет благодаря «индивидуальной» или «селективной» элиминации, которую Плате разделил на три подрода: элиминация абиотическими факторами (например, климатические факторы, соленость), элиминация естественными хищниками (включая паразитов и бактерий) и «внутри- и межвидовая» элиминация (внутри видов в первом случае и из-за борьбы между видами во втором). Индивидуальная элиминация может принимать как «негативную» (медлительные кролики исчезнут), так и «позитивную» (напр., половой отбор) формы (Plate, 1913, S. 235). Если интенсивность внутри- и межвидовой борьбы за существование тесно связана со степенью перенаселенности, элиминация из-за абиотическими фвкторами (например, так называемая «конституциональная» борьба за существование [Konstitutionalkampf]), которую Плате сделал ответственной за удаление слабых и больных индивидуумов абиотическими факторами, может идти в маленьких популяциях (Ibid, S. 238).

В качестве необходимых предпосылок для естественного отбора Плате перечисляет изменчивость, наследственность, географическую изоляцию и перенаселенность, хотя он, похоже, был уверен, что перенаселенность – важная, но не необходимая предпосылка (например, S. 437).

В позднейших работах Плате (Plate, 1932,1933) мы можем найти все основные факторы эволюции, затем адаптированные в эволю-

ционном синтезе. Таким образом, Плате утверждал, что случайные мутации и рекомбинации поставляют основную массу исходного материала для эволюции. Естественный отбор и географическая изоляция, по его мнению, также играют важную роль в эволюции (напр. (Plate, 1933, S. 1045]). К тому же то, что сейчас известно как «популяционное мышление», имело большое значение для Плате, и он анализирует «законы популяций», используя математику (Ibid, S. 1047-1052).

Но Плате признавал дополнительные эволюционные факторы, которые выходят за рамки классических тезисов дарвинизма. Так, он допускал макромутации и направленные мутации, ортогенетические ограничения и наследование приобретенных признаков.

3.2. Плате о наследовании приобретенных признаков и их месте в стародарвинистской эволюционной теории

Плате определяет наследование приобретенных признаков следующим образом: «Наследование приобретенных признаков означает лишь то, что вновь появившийся признак был в первом поколении соматогенетическим, а в последующих поколениях он становится бластогенетическим» (Plate, 1913, S. 439)[1]. В современных терминах это означает, что существует множество признаков, которые являются фенотипическими в определенном поколении и становятся наследуемыми во всех последующих поколениях. Плате придавал большую важность той идее, что наследование приобретенных признаков не обязательно должно сочетаться с ламаркистской идеей использования или неиспользования определенного органа: «Не имеет значения, было ли соматические модификации вызваны использованием или неиспользованием органа, или температурой, питанием, другие факторы» (Ibid, S. 440).

В 1913 г. Плате все еще верил, что возможно получить прямое экспериментальное доказательство «соматической наследственности» (термин Плате для наследования приобретенных признаков). Он указывал, например, на эксперименты с бабочками Максимилиана Р. Штандфуса (1854-1917). Штандфус (1899) показал, что если куколки *Vanessa urticae* выдерживать при низких температурах (0-18°C), это приводит к возрастанию числа бабочек

[1] Немецкий оригинал: "Eine Erwerbung einer erworbenen Eigenschaft kann also nur bedeuten, daß eine neu aufgetretene Eigenschaft in der ersten Generation nachweislich somatogen, in den späteren hingegen blastogen ist."

темного цвета. При скрещивании этих темноокрашенных бабочек с другими получилось несколько самцов бабочек (4 из 2000 куколок) с предположительно ненаследуемым темным цветом крыльев. Однако эксперимент прервался из-за инфекционной болезни насекомых, и результаты считали сомнительными. Плате описал и проанализировал множество экспериментов подобного рода в надежде, что какие-нибудь решающие эксперименты смогут объяснить проблему «соматической наследственности».

Но уже в 1922 году в своей учебнике «Общая зоология и эволюционное учение» (Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre) Плате утверждал, что ключевые проблемы наследственности слишком запутаны, чтобы их можно было раз и навсегда решить экспериментальным путем, и к ним надо подходить как эмпирически, так и теоретически. В этой книге Плате приводил несколько важных аргументов о неизбежности ламаркистских объяснений в любой эволюционной теории (Plate, 1922, S. 9):

- Лишь ламаркизм объясняет появление и окончательное исчезновение рудиментарных признаков: поскольку в начальных стадиях они нейтральны или несущественны, они недоступны для естественного отбора (например, исчезновение пигментации на нижней стороне камбал в результате отсутствия света).
- Дегенерация признаков иногда идет нецелесообразно.
- Гомологи демонстрируют, что множество составных органов (таких как сложный глаз) появляются независимо в разных семействах; невозможно допустить, что чисто случайные серии мутаций привели бы к одинаковому результату во всех известных случаях.
- Множество эволюционных модификаций было бы невозможно без совместно (коадаптивно) изменяющихся признаков; например, ганглии у артропод сосредотачивались вокруг мозга таким образом, что некоторые нервы в ходе эволюции становились короче, а некоторые длиннее.
- Исследования регенерационных процессов показывают, что не существует непреодолимого барьера между соматическими и зародышевыми клетками.

Несмотря на то, что Плате защищал ламаркизм, его целью было не развенчать идею естественного отбора, но, напротив, поддержать ее, показав, что она может сосуществовать с ламаркистскими эволюционными механизмами. Поэтому Плате делал множество усилий, чтобы определить точное соотношение ламаркистских и селекционных механизмов в эволюционных процессах (Plate, 1913, S. 549-608). Ради решения этой задачи он анализировал концепцию адаптации.

Плате утверждал, что адаптация посредством естественного отбора может достигаться тремя различными способами. В большинстве случаев естественный отбор работает при постоянном давлении перенаселенности, приводящей к пространственному распространению организмов *(экстенсивный эффект)*. В случае однообразного давления окружающей среды естественный отбор действует как консервативная сила, элиминирующая патологических и неполноценных особей *(консервативный эффект)* [Ibid., S. 552]. Однако в изменяющихся условиях окружающей среды естественный отбор работает как выводящая и направляющая сила в том плане, что он сохраняет определенные изменения и направляет «поток жизни» в определенном направлении. В последнем случае естественный отбор медленно увеличивает степень адаптированности и таким образом определяет свойства будущих поколений *(проспективный эффект)*. «Во всех трех случаях», делает заключение Плате, «борьба за существование и естественный отбор действуют позитивно; это означает, что они создают ситуации, которые не появились бы в их отсутствие: и описывать эти факторы как чисто негативные – некорректно в высшей степени» (Ibid, S. 553][1]. Таким образом, естественный отбор по Плате – это творческая сила, и в этом отношении он находится в согласии с самим Дарвином и с нашим современным пониманием дарвинизма (ср Harwood, 1993, p.107).

Плате утверждал, что ключевое различие между чистыми селекционистами, стародарвинистами и сторонниками чисто ламаркистских механизмов эволюции лежит в их взглядах на адапта-

[1] Немецкий оригинал: "Nach diesen drei Richtungen wirken der Kampf ums Dasein und die Selektion positiv, d.h. sie schaffen Zustände, welche ohne ihr Vorhandensein nicht sich ergeben würden, und nichts ist daher unrichtiger, als diese Faktoren als rein negative zu bezeichnen."

цию. Если организмы поместить в абсолютно новое окружение, то они в большинстве случаев или реагируют целенаправленно, то есть адаптируются к новой ситуации, или вымирают. Ламаркисты в данной ситуации будут считать, что большинство организмов будет реагировать целенаправленно и прямо адаптироваться к новому окружению, тогда как чистые селекционисты будут отрицать любую возможность направленной адаптации и будут утверждать, что адаптация идет по «непрямому пути естественного отбора». Стародарвинисты в такой ситуации предположили бы, что различные особи будут реагировать по-разному и лишь немногие из них реагируют «целенаправленно» в ламаркистском смысле, тогда как многие организмы просто исчезнут (Plate, 1913, S. 561-574).

Другими словами, Плате полагал, что прямая адаптация – это вспомогательный механизм эволюции: «Несомненно, такая прямая адаптация встречается очень редко и в подавляющем большинстве случаев адаптация идет по непрямому пути естественного отбора [...]» (Ibid, S. 572)[1].

Плате исключал «прямые адаптации» как для случаев очень комплексных адаптаций[2], так и для случаев, которые он называл «простыми активными адаптациями». Например, простой зуб ящерицы никогда не превратился бы в крючковатый зуб змеи посредством прямых адаптаций, и подобное изменение можно объяснить лишь естественным отбором (Ibid, S. 597]. В то же время невозможно объяснить появление комплексных признаков более высокого адаптивного уровня (таких, как глаз позвоночных) только случайной изменчивостью и естественным отбором.

Таким образом, делал заключение Плате, лишь «дарвинизм и ламаркизм вместе могут прийти к подлинному объяснению про-

---

[1] German original: "Aber es muß betont werden, daß solche direkten Anpassungen zweifellos nur selten auftreten, und daß in der überwiegenden Mehrzahl die Anpassung auf indirektem Wege unter Mithilfe der Selektion erfolgt [...]"

[2] Например, Плате писал: "Wenn ich demnach mit Darwin die Möglichkeit direkter Anpassung zugebe, so muss ich doch besonders betonen, dass auf diesem Wege nie komplizierte Anpassungen entstehen konnten, weil hierzu eine ganze Kette zweckmäßiger Variationen gehört" (Plate, 1913, S. 574).

исхождения видов, включая появление адаптаций, тогда как каждая теория по отдельности не способна это сделать» (Ibid, S. 603)[1].

3.3. Ортогенез и ортоселекция

Плате считал концепцию направленной эволюции (*ортоэволюции*) одним из самых важных принципов эволюционной теории (Plate, 1922, S. 11). В то же время его отношение к ортоэволюции было самой запутанной частью его теоретической системы. С одной стороны, как мы видели выше, Плате последовательно отстаивал идею случайной изменчивости: «Изменчивость неограниченна и проявляется также в крайне специализированных формах. Даже у слона варьируют все его органы и во всех возможных направлениях» (Ibid., S. 10)[2]. С другой стороны, он защищал ортогенез, который пропагандирует прямо противоположную идею, а именно что изменчивость ограничена и направлена.

Чтобы сделать свою позицию яснее, Плате отделил *факты от гипотез*, объясняющих эти факты. Плате доказывал, что любая исходная форма (Stammform) дает начало лишь нескольким боковым ветвям и никогда не образует бесчисленное множество боковых ветвей. Он также утверждал, что почти все филогенетические ветви выглядят как более или менее прямые линии и не колеблются зизгагообразно между прогрессом и деградацией.

Для объяснения этих фактов есть два пути. Первый путь – *ортогенез*, который, по Плате, означает, что определенные внешние факторы влияют на все особи и модифицируют их таким образом, что естественному отбору почти не из чего отбирать (Plate, 1913, S. 508; 1922, S. 10-11; 1925, S. 115-116). Второй путь – *ортоселекция*, которая утверждает, что, хотя индивидуальные изменения случайны, лишь несколько филетических направлений являются прогрессивными (в любом смысле этого слова) и, следовательно, сохраняются под давлением отбора (Plate, 1913, S. 508). Принципиальная разница между ортогенезом и ортоселекцией заключается в том, что *ортогенез* обычно связывается с ламаркизмом, тогда

---

[1] Немецкий оригинал: "Darwinismus und Lamarckismus zusammen geben eine befriedigende Erklärung der Artbildung einschließlich der Entstehung der Anpassungen, während jedeTheorie allein dies nicht vermag."

[2] Немецкий оригинал: „Die Variabilität ist schrankenlos und zeigt sich auch bei den spezialisiertesten Formen. Selbst der Elefant variiert an allen Organen nach den verschiedensten Richtungen."

как *ортоселекция* подразумевает дарвиновскую идею случайных мутаций, на которые действует естественный отбор. Целью Плате было пересмотреть эти концепции и включить их в «стародарвинистский» синтез.

Оба механизма (ортогенез и ортоселекция) могут работать одновременно и независимо, и ортогенез у Плате ни в коей мере не является универсальной эволюционной моделью. Он писал: «Конечно, направленная изменчивость и отбор не исключают взаимно друг друга, но могут работать вместе. Для отбора не имеет значения, идет ли определенное изменение в том же направлении, как предыдущее, или же нет, продолжается ли изменение в том же направлении или же нет» (Plate, 1913, S. 510][1]. Он был убежден, что здесь точно следует дарвиновским первоначальным идеям (Ibid., S. 511).

В «Генетике» (1932-1938) Плате пытался доказать свой взгляд на проблему направленной эволюции с помощью генетики, которая доминировала в его поздних работах. Значительным теоретическим прорывом было разделение направленной эволюции на генетическом уровне от ортогенеза и ортоселекции на более высоких уровнях.

Ортоселекция на уровне отдельных генов действует среди «преобладающего числа вариаций» (Plate, 1933, S. 1088), в то время как природа в ходе времени создает все больше и больше новых генов. Таким образом, различные признаки «идут вверх или вниз» (Ibid., 1933, S. 1088-1089). Таково чисто селекционистское объяснение направленной эволюции.

Ортогенез на уровне отдельных генов встречается при постоянном внешнем давлении окружающей среды, приводящем к наследуемым цитоплазматическим реакциям и полиаллельности (см. ниже, часть 3.4.). Такова ламаркистская объяснительная модель.

На уровне комплексных признаков (целых органов) ортоселекция действует не на различные аллели определенного гена, но на их наборы (**радикалы** – см. ниже) или на целый генотип (Plate, 1933, S. 1095). Последнее может приводит, например, к немедленному селективному преимуществу для всей расы. Тем не менее, уже на этом уровне ортоселекция не может объяснить все многообразие

[1] Плате использовал выражение "definitely directed variation" (variation in a certain direction) as it was used by many champions of orthogenesis, for instance, by Theodor Eimer (1843-1898).

феноменов, потому что «есть случаи, когда селекция исключена», например полное исчезновение рудиментарных органов или чрезмерное развитие определенных признаков (Ibid. S. 1095-1096).

Ортогенетическая эволюция на этом уровне (целых органов) означает наличие новых характеристик процесса захвата «свободно менделирующих генов» наследственным корнем (Erbstock-Эрбшток), как описано ниже. В любом случае считается, что этот тип ортогенеза отвечает за продолжающуюся стимуляцию в ходе филетической истории (т.е. светочувствительное пятно на коже эволюционирует в ретину и в дальнейшем в человеческий глаз благодаря продолжающейся световой стимуляции).

3.4. Гипотезы вариабельной наследственности и Эрбшток (Erbstock)-гипотеза

Многочисленные гипотезы наследования отражают стремление Плате соединить генетику и эволюционную теорию. Детальное обсуждение обеих гипотез можно найти в его «Генетике» (Plate, 1932-1938). Плате ясно подчеркивал, что основной целью его фундаментальной работы было преодолеть скептицизм генетиков по отношению к эволюционной теории и дать генетические основы теории происхождения (Plate, 1932, S. III, VII].

Основой теории наследственности Плате является его концепция мутаций (табл. 1).

Табл. 1. Классификация мутаций по Плате (основано на: Plate, 1933, S. 1004)

Источник мутаций	Наследственная устойчивость [Erbfestigkeit, Erbkraft]	Морфологический эффект	Клетки, в которых появляется мутация
Генные мутации: различные аллели определенного гена (A a): - внезапные: нуклеарногенетические - постепенные: плазмогенетические	Слабые мутации; сильно зависящие от окружающей среды; постепенно обратимые	Малые мутации	Мутации в зародышевых клетках
Новые мутации: появление нового гена: + ^{A} —> a - внезапно: нуклеарногенетические - постепенно: плазмогенетические	Лабильные мутации; 50% обратимы;[1] по всей вероятности не зависят от окружающей среды	Шаговые мутации; модификации четко различимы, но имеют умеренную природу; большинство мутаций принадлежит к этой категории	Соматические мутации
Хромосомные мутации	подлинные мутации; остаются почти неизменными; очень редко обратимы	сальтации	
Амфимутации — продукт гибридизации, когда объединяются два целых генотипа	Бластовариации наследственной линии; исключительно стабильны; модификации различимы лишь филетически		

Комментарий от: Plate, 1936, p. 93.

Таблица иллюстрирует идею Плате, заключающуюся в том, что новые признаки, которые появляются в ходе филогенетической истории, могут иметь разные степени наследуемости. Определенная степень наследуемости отражается в термине Erbkraft (сила наследственности), которая варьирует по шкале слабая-сильная. Естественный отбор действует таким образом, что особи и группы, обладающие полезным признаком с более сильной наследуемостью (starke Erbkraft) будет постепенно завоевывать доминирующее положение по сравнению с медленно мутирующими конкурентами (Plate, 1936, S. 93). Напротив, в случае вредных мутаций естественный отбор направлен против таких наиболее сильных форм. Под «силой наследуемости» Плате подразумевает способность нового признака сохраниться в популяции в череде поколений (чем больше поколений, тем сильнее степень наследуемости признака).

Поэтому Плате предлагал широкое определение мутаций, охватывающее все модификации генотипа, в результате которых внезапно появляются наследуемые признаки (Plate, 1933, S. 1004]. Конечной целью этих теоретических усилий было привести генетические доводы в пользу теории естественного отбора и вместе с тем переформулировать концепцию наследуемости приобретенных признаков в терминах генетики 1930-х гг.

Полная шкала силы наследуемости выглядит следующим образом (Plate, 1933, S. 1013):

соматическая - слабая мутация - лабильная мутация - подлинная мутация - бластовариация

Первые четыре степени соответствуют различным аллелям определенного гена A, которые Плате обозначил как $A°$, A', A'', A'''. Он объяснял усиление наследуемости успехом разных аллелей определенного гена. Эта идея, которая объясняет различные степени наследуемости мультиаллельной структурой генов, Плате называл гипотезой непостоянной наследственной силы полиаллельных генов (Plate, 1936).

Наиболее устойчива последняя степень в приведенной выше схеме – «бластовариации» (от греч. *blastos* – почка, эмбрион) – имеет принципиально отличную природу и будет объясняться изменчивостью «генетического корня» (Erbstock), который является типом наследственности, качественно отличным от генотипической наследственности.

Плате сформулировал гипотезу «генетического корня» в 1924 г. и затем развил их дальше. Гипотеза отталкивается от правильного предположения, что хромосомы содержат гены, несущие наследственную информацию. Все гены вместе формируют генотип. Однако гены вызывают образование не самих органов, а скорее их свойств. Например, Плате доказывал, что мы не знаем ни одного гена глаза *Drosophila* как такового, но можем идентифицировать более чем 80 генов, определяющих его цвет, форму, число омматидий и тому подобное. Нет генов общей конституции тела, головы, туловища, мозга и т.д., но существует множество генов, определяющих, например, цвет, форму и структурные детали головы *Drosophila*. Исходя из этого, Плате делал заключение: «Мне кажется неизбежным вывод, что многие признаки имеют другие генетические корни по сравнению с признаками общей организации и более высоких систематических категорий» (Plate, 1933, S. 931)[1]. Другими словами, Плате предполагал, что существуют переносчики наследственной информации, имеющие решающее значение для установления общих структурных паттернов и представляющие другой уровень генетической информации, чем обычные гены. В этом отношении идеи Плате выглядят схожими с «системными мутациями» Ричарда Гольдшмидта (1878-1958), чьи ранние работы Плате критически анализировал. Однако эти концепции существенно различаются. Гольдшмидт определял системные мутации как «изменение внутрихромосомной структуры» (Goldschmidt, 1940, p. 206). Плате, напротив, говорил о воображаемых внехромосомных супергенах, которые контролируют признаки рода, семейства и более высоких таксонов[2]. Название «генетический корень» (Erbstock) было введено Плате в качестве противовеса термину «Менделелевскому корню» (Mendelstock), то есть генотипа, состоящего из обычных генов.

«Генетический корень» состоит из устойчивых наборов генов, находящихся в ядрах клеток, но вне хромосом, и подвергающихся

---

[1] Немецкий оригинал: "Es scheint mir ein zwingender Schluß zu sein, daß die Varietätsmerkmale eine andere genetischeWurzel haben als die Merkmale der Organisation und der hqheren systematischen Kategorien."

[2] Плате был не одинок в попытках разделить хромосомную и внехромосомную (т.е. цитоплазматическую) наследственность. Аналогичная идея «Грундшток» (Grundstock) была широко распространена в немецкоговорящем мире (Harwood, 1993, p. 109).

лишь медленным модификациям (Plate, 1933, S. 933). Плате называл эти кластеры наследственных единиц «радикалами» и определял их как «группы коррелятивно связанных генов» (Plate, 1933, S. 935). «Радикалы» действуют лишь совместно, как целое (именно поэтому они называются радикалами). Они отвечают за формирование наиболее важных структурных признаков. «Радикалы» в филетическом отношении намного старше, чем обычные гены, и не следуют законам Менделя, потому что индивидуальные гены теряют свою независимость при присоединении к радикалам. Такая устойчивость объясняет постоянство видов. Радикалы имеют ограниченное число возможностей для изменчивости и, следовательно, объясняют также ортогенез (Ibid, S. 1141]. Хотя радикалы – очень консервативные структуры, они не являются ни абсолютно неизменяемыми, и полностью закрытыми, и в ходе филогенеза постепенно включают новые «обычные гены». Это ключевой момент в гипотезе «наследственного корня»: обычные гены неизбежно присоединяются к нему в ходе филогенеза, тем самым служа основой для эволюционного прогресса.

Плате верил, что гипотеза «наследственного корня» открывает путь для молекулярно-генетического объяснения различной степени наследуемости. Обсуждая различия в «наследственной силе», он писал: «Можно предположить, что эти различия зависят, во-первых, от химико-физического состава генов или радикалов. Точно так же как множество химических компонентов легко распадается, а многие другие жестко связаны, так же и биомолекулы, некоторые из которых легко изменяются, а другие с трудом – или не полностью – изменяются после мутаций; что касается радикалов, то я предполагаю, что они могут регрессировать до ранних, более простых стадий» (Plate, 1933, S. 1013)[1].

Каким бы ни был точный молекулярный механизм, Плате настаивал, что давление отбора в популяции и вариабельное наследование приводят к тому, что особи с более устойчивойнаследственной силой будут получать селективное преимущество

[1] Немецкий оригинал: "Es ist anzunehmen, dass diese Unterschiede in erster Linie abhängen von der chemisch-physikalischen Beschaffenheit des Gens oder Radikals. So wie manche chemische Verbindungen leicht, andere schwer oder gar nicht nach der Mutation in den ursprünglichen Zustand zurück; von den Radikalen nehme ich an, daß sie auf frühere einfachere Zustände (Radikale) zurückschlagen können."

по сравнению с особями со слабой наследственностью. В таком случае общая степень наследуемости определенных признаков со временем возрастает в определенной популяции. Это происходит из-за мультиаллельной природы большинства генов: серии аллелей дают впечатление направленных мутаций: «Мутации – это живые ответы на внешние воздействия, проявляющиеся во многих случаях как различные аллельные формы» (Plate, 1933, S. 1043)[1]. Новые аллели, утверждал Плате, представляют собой трансформацию (Umwandlung) как ответ на определенное продолжающееся воздействие на цитоплазму (Ibid, p. 961]. Другим способом отреагировать на воздействие окружающей среды будет создание нового гена. Последнее Плате называл «пластогенетическими неомутациями» (Ibid, p. 960).

Под воздействиями Плате понимал температуру, рентгеновское излучение, яркость освещения и другие факторы окружающей среды. Чем сильнее и дольше воздействие, тем выше степень ожидаемой наследуемости. В теории Плате это основной механизм ламарковской наследственности.

Наследование приобретенных признаков возможно лишь в нескольких поколениях, и лишь тогда, когда популяция подвергается определенным воздействиям со стороны окружающей среды. Однако Плате подчеркивал, что ламарковский и ортогенетический механизмы наследственности сосуществуют со случайными мутациями, которые существенны для эволюции (Plate, 1936, S. 120; 1933, S. 963). Все эти факторы со временем содействуют формированию «генетического корня» (Erbstock), который является генетической основой для макроэволюционных процессов. Следовательно, Ильза Ян (Jahn, 1990, S. 472] полностью права, относя Плате к сторонникам макроэволюции, особенно если учесть тот факт, что, кроме бластовариаций, Плате поддерживал также идею «обычности» «мутаций» де Фриза (макромутаций).

---

[1] Немецкий оригинал: "Die Mutationen sind vitale Reizantworten, die bei vielen Genen in mehreren, allelen Formen auftreten können." It is important to stress that Plate does mean here all mutations. Mutations, according to him, can appear as a response to the external stimuli, but there are also random mutations.

4. ЭПИЛОГ

Плате, без сомнений, был одним из наиболее влиятельных эволюционных биологов первой трети XX столетия. Его эволюционная теория, которая выглядит эклектической для современного читателя, показывает сравнительно прозрачную логическую структуру в интерналистской перспективе. Плате последовательно развивал свою «стародарвинистскую» исследовательскую программу более чем тридцать лет. Его главной целью было объединить недавно появившуюся генетику с морфологическими и палеонтологическими основами эволюционной теории. Центральный принцип этого «стародарвинистского синтеза» состоял в том, чтобы включить неоламаркистские механизмы, ортогенез и естественный отбор в универсальную теорию, основанную на генетике. С этой точки зрения «стародарвинистский синтез» кажется более всеобъемлющим, чем «дарвинистский синтез» (синтетический дарвинизм или современный синтез), который развивался параллельно. Теория Плате в своей позднейшей версии принимала стандартный набор «дарвиновских» факторов эволюции (случайная изменчивость, рекомбинации, естественный отбор и географическая изоляция) в сочетании с «популяционным мышлением» и с акцентом на «эктогенетический» (адаптивный) характер эволюции. Однако одновременно с этим, ныне классическим, набором идей Плате признавал также неоламаркистские механизмы, полностью отрицаемые современным синтезом. Спекулятивная генетика Плате, основанная на противопоставлении «генетического корня» и генотипа (гипотезы «радикалов»), позже также были признаны неверными.

Странно, что влияние ранних программных книг Плате (Plate, 1913) в интернациональном масштабе было намного сильнее, чем влияние его последнего претенциозного многотомного труда, претендоваввавшего стать фундаментом новой эры в эволюционной теории (Plate, 1932-1938). Частично это можно объяснить изоляцией Германии во время нацистского режима, но в определенной степени это связано с чрезмерной сложностью и объемностью последних книг Плате. Противоречивый характер его личности, его недвусмысленноая приверженность национал-социализму вкупе с растущим влиянием синтетического дарвинизма в интернациональном научном сообществе также содействовали

уменьшению влияния Плате как внутри послевоенной Германии, так и за ее пределами.

1 В русской традиции эту фамилию часто переводили как Норденшельд. – *Прим. пер.*
2 Принцип селекции (нем.) – *Прим. пер.*
3 Erbstock (нем.) – дословно – ствол наследственности; Плате представлял себе эрбсток как гигантскую макромолекулу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берг, Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Петроград: Гос. изд-во, 1922.

Плате, Л. Эволюционная теория / Пер. с нем. Н. С. Компанейц; под ред. С. Л. Соболь. М.-Л.: Гос. изд-во, 1928.

Berg, L. S. Nomogenesis, or Evolution Determined by Law. London: Constable, 1926.

Boehm, G. A. Amtszeit von Ludwig Plate (1909–1935). Zoologie in Jena nach Haeckel / H. Penzlin (Hrsg.). Jena; Stuttgart: Gustav Fischer, 1994.

Goldschmidt, R. The material basis of evolution. Yale University Press: New Haven, 1940.

Harwood, J. Styles of Scientific Thought. The German Genetics Community 1900-1933. Chicago; London: The University of Chicago Press, 1993.

Heberer, G. (Hrsg.) Die Evolution der Organismen. Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1943.

Heilborn, A. Die Leartragödie Ernst Haeckels. Berlin; Hamburg: Hoffmann und Campe Verlag, 1926.

Hoßfeld, U. Die Jenaer Jahre des „Rasse-Günther" von 1930 bis 1935. Zur Gründung des Lehrstuhles für Sozialanthropologie an der Universität Jena // Medizinhistorisches Journal, 1999, Bd. 34 (1), S. 47–103.

Hoßfeld, U.; John, J.; Stutz, R.; Lemuth, O. (Hrsg.) „Kämpferische Wissenschaft": Studien zur Universität Jena im Nationalsozialismus. Köln; Weimar; Wien: Böhlau Verlag, 2003.

Hoßfeld, U. Von der Rassenkunde, Rassenhygiene und biologischen Erbstatistik zur Synthetischen Theorie der Evolution: Eine Skizze der Biowissenschaften // „Kämpferische Wissenschaft": Studien zur Universität Jena im Nationalsozialismus / U. Hoßfeld, J. John, R. Stutz und O. Lemuth (Hrgs.). Köln; Weimar; Wien: Böhlau Verlag, 2003, S. 519–574.

Hoßfeld, U. „Rasse" potenziert: Rassenkunde und Rassenhygiene an der Universität Jena im Dritten Reich // Universitäten und Hochschulen im Nationalsozialismus und in der frühen Nachkriegszeit / K. Bayer, F. Sparing, W. Woelck (Hrgs.). Stuttgart: F. Steiner Verlag, 2004, S. 197–218.

Jahn, I. Gruendzüge der Biologiegeschichte. Jena: Gustav Fischer Verlag und UTB, 1990.

Junker, T. Die Zweite Darwinsche Revolution. Marburg: Basilisken Presse, 2004.

Junker, T.; Hossfeld, U. The architects of the evolutionary synthesis in national socialist Germany: science and politics // Biology and Philosophy, 2002, vol. 17(2) 223–249.

Levit, G. S.; Hossfeld, U.; Olsson, L. The Integration of Darwinism and Evolutionary Morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866–1936) and the Developmental Basis of Evolutionary Change // Journal of Experimental Zoology, Part B: Molecular and Developmental Evolution, 2004, vol. 302B (4), p. 343–354.

Naumann, T. Mathilde Vaerting – Stieftochter der Alma mater Jenensis. Ein ungeliebter Querkopf in der Saalestadt // Entwurf und Wirklichkeit. Frauen in Jena 1900–1933 / G. Horn (Hrgs.). Rudolstadt: Hain Verlag, 2001, S. 245–265.

Nordenskiö ld, E. The History of Biology. New York: Tudor Publishing Co., 1928.

Noethlich, R. (Hrsg.) Ernst Haeckel – Wilhelm Bölsche: Briefwechsel 1887–1919. Berlin Verlag für Wissenschaft und Bildung, 2002.

Osborn, H. F. Modern aspects of evolution (Review of "Nomogenesis, or Evolution determined by law" by L. S. Berg) // Nature, 1926, vol. 118, p. 617–618.

Penzlin, H. (Hrsg.) Geschichte der Zoologie in Jena. Jena; Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1994.

Plate, L. Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien // Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 19 (n. F. XII), 1886, p. 1–120.

Plate, L. Über die Bedeutung und Tragweite des Selectionsprincips. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1900.

Plate, L. Die Mutationslehre im Lichte zoologischer Tatsachen // Compte-rendu des séances du sixième Congrès international de zoologie, Berne, 1904. Genève: W. Kündig & fils, 1905, p. 203–212.

Plate, L. Darwinismus kontra Mutationstheorie // Archiv für die Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 1906, Bd. 3, S. 183–200.

Plate, L. Einige Bemerkungen über die Farbenrassen der Hausmäuse und die Schreibweise der Erbformeln // Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 1911/1912, Bd. 6, S. 275–280.

Plate, L. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus. (4. Auflage.) Leipzig; Berlin: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1913.

Plate, L. Leitfaden der Deszendenztheorie. Jena: Gustav Fischer, 1913b.

Plate, L. Die Wahrheit über Ernst Haeckels Verhalten gegen seinen Amtsnachfolger // Die Umschau, 6 Jan. 1920, S. 109–111.

Plate, L. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1922.

Plate, L. Die Abstammungslehre: Tatsachen, Theorien, Einwände und Folgerungen in kurzer Darstellung. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1925.

Plate, L. Feminismus unter dem Deckmantel der Wissenschaft // Geschlechtscharakter und Volkskraft. Grundprobleme des Feminismus / E. F. Eberhard (Hrsg.). Darmstadt; Leipzig, 1930, S. 196–215.

Plate, L. Genetik und Abstammungslehre // Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 1932, Bd. 62, S. 47–67.

Plate, L. Vererbungslehre. Mit besonderer Berücksichtigung der Abstammungslehre und des Menschen. Jena: Gustav Fischer Verlag, Bd. I: Mendelismus, 1932; Bd. II: Sexualität und Allgemeine Probleme, 1933; Bd. III: Spezielle Genetik einiger Nager, 1938.

Plate, L. Umweltlehre und Nationalsozialismus // Rasse. Monatsschrift der Nordischen Bewegung, 1934, Bd. I, S. 279–283.

Plate, L. Kurze Selbstbiographie // Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 1935, Bd. 29, S. 84–87.

Plate, L. Hypothese einer variablen Erbkraft bei polyallelen Genen und bei Radikalen, ein Weg zur Erklärung der Vererbung erworbenen Eigenschaften // Acta Biotheoretica, Series A, 1936, Bd. 2, S. 93–124 [with English and French summaries].

Reynolds, P. D. The scaphopoda // Advances in Marine Biology, 2002, vol. 42, p. 137–236.

Rensch, B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die Transspezifische Evolution. Stuttgart: Ferdinand Enke Verlag, 1947 (3. Aufl. 1972).

Sewertzoff, A. N. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1931.

Schmidt, H. Ernst Haeckel und sein Nachfolger Professor Dr. Ludwig Plate. Jena: Volksbuchhandlung, 1921.

Standfuss, M. R. Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidoptera vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente // Insektenbörse, 1899, XVI.

Uschmann, G. Geschichte der Zoologie und der zoologischen Anstalten in Jena 1779–1919. Jena: Gustav Fischer, 1959.

Vorster, W.; Starck, J. M. Anatomy of the middle ear of the Japanese crane *Grus japonensis* (Gruidae: Aves) // Journal of Morphology, 2003, vol. 257 (3), p. 260–269.

СОЦИОБИОЛОГИЯ: НОВАЯ «ПАРА НАУКА»?[1]

Себастиан Линке

Was Sociobiology a New Synthesis?

Sebastian Linke

Abstract

In the subtitle of his famous and controversial book Sociobiology, Edward O. Wilson proclaimed this discipline to be a 'New Synthesis' (Wilson 1975). This event was the birth of a discipline around which a controversy was created for the last two decades. In the first chapter of the book Wilson predicted that sociobiology will "soon affect other disciplines" and, because of the 'relative number of ideas' outgrow other disciplines such as ethology or comparative psychology by the year 2000 (Wilson [1975] 1980, p. 5).

Although Sociobiology was sometimes regarded as 'the new discipline' in the scientific press (e. g. Wade 1976), most scientists in the field of the behavioural sciences believed that Sociobiology was nothing but a name for the theories developed during the preceding two decades (Bateson 1982, Krebs 1985, Segerstrele 2000). The sociobiological theories and the surrounding debate developed almost exclusively in Great Britain and the United States. This article addresses the question, what, if anything, made Sociobiology a 'new Synthesis', and if this theory presented any alternative to the synthetic theory of evolution. The scientific issues and arguments of sociobiological theory will be analysed, followed by a short historical description of the 'Sociobiology-Controversy'.

It is concluded, that Sociobiology was no alternative theory to the 'modern synthesis' – the issues were mainly extensions and extrapolations of Darwinian explanations into the field of social behaviour of animals and man, which are still controversial: The use of adaptive explanations for complex behavioural traits, the gene as the fundamental unit of natural selection (Dawkins 1976) and the discussion about the different influences of heredity and environmental factors.

The general importance of Sociobiology was much more due to the widespread controversy than to its serious scientific claims and theories. The English behaviourist Patrick Bateson commented that because of the resulting ideological lacerations, 'Sociobiology is in many places either a battle cry or a term of abuse' (Bateson 1982).

---

[1] Первоначальный вариант этой статьи был опубликован в книге «В Тени Дарвинизма», Изд. Ясный день, 2003

Резюме

Уже в названии знаменитой и провокационной книги Эдварда Вильсона социобиология провозглашалась «новым синтезом» (Wilson, 1975). Публикация этой книги послужила началом бурных дебатов, не утихающих и по сей день. В первой главе книги Вильсон предсказывал, что социобиология «вскоре повлияет на другие дисциплины», а к двухтысячному году социобиология по «относительному весу» своих идей превзойдет такие дисциплины, как этология и сравнительная психология (Wilson, 1975).

Хотя социобиология иногда преподносилась в научных изданиях как «новая дисциплина» (напр. Wade, 1976), большинство ученых в области наук о поведении были убеждены, что социобиология – это просто новое название для теорий, развитых в предшествующие два десятилетия (Bateson, 1982, Krebs, 1985, Segerstrele, 2000). Социобиологические теории и дебаты вокруг них развивались почти исключительно в англоязычных странах (Великобритании и США). Настоящая статья обсуждает вопрос, позволяет ли что-нибудь считать социобиологию «новым синтезом» и представляет ли социобиология альтернативу синтетической теории эволюции. В статье проанализированы научные проблемы и доводы социобиологической теории и дано краткое описание истории «социобиологической полемики». Статья завершается предположением, что социобиология не была «новым синтезом», поскольку лишь расширяла и экстраполировала дарвинистские объяснения в область социального поведения животных и людей, которая и по сию пору остается предметом споров: использование адаптаций для объяснения сложных поведенческих признаков, понятие гена как фундаментальной единицы естественного отбора (Dawkins, 1976), а также обсуждение влияния наследственности и факторов окружающей среды.

Социобиология получила известность скорее благодаря получившей широкое распространение острой полемике, чем благодаря серьезным теориям и положениям. Английский бихевиорист Патрик Бэйтсон отметил, что в силу проявившихся идеологических разногласий «социобиология во многих контекстах либо боевой клич, либо оскорбление» (Bateson, 1982).

ВВЕДЕНИЕ

Летом 1975 г. Гарвардским университетом была издана книга американского мирмиколога Эдварда О. Вильсона «Социобиология – новый синтез». Это событие стало рождением новой дисциплины, вызвавшей ряд бурных дебатов. Вильсон определил новую дисциплину как «систематическое изучение всех форм социального поведения и организации сообществ любыми живыми организ-

мами, включая человека» (Wilson, 1975). Понятие «социобиология» использовалось ещё в конце 40-х годов, и многие авторы рассматривали его лишь как новую формулировку уже созданных на протяжении двух предшествующих десятилетий теорий в науке о поведении (Bateson, 1982; Krebs, 1985; Segerstrele, 2000). Тем не менее, с публикацией труда Вильсона оно стало обозначать особую область исследований (1, z. B. Wade, 1976; Wuketits, 2002). Бурные социобиологические дискуссии возникли в первую очередь на почве возможности её применения к человеку. Социобиологические теории резко критиковались как относительно их научно-эвристического применения (Sahlins, 1976; Lewontin, 1979), так и из-за угрозы потенциального политического злоупотребления. Дискуссии вокруг социобиологии группируются, главным образом, вокруг трёх направлений: вопроса о масштабах и значении селективного приспособления, оценки идеи «эгоистичного гена» Р. Докинза (Richard Dawkins) и проблемы взаимодействия наследственной предрасположенности и среды в развитии особенностей поведения. Обсуждение этих направлений предлагается в настоящей работе.

Вильсон предсказывал, что социобиологические теории вскоре включат в себя и другие дисциплины, и к 2000 г. такие науки как этология или сравнительная психология станут устаревшими (Wilson, 1975). Попытаемся выяснить, насколько состоятельной оказалась социобиология в качестве «нового синтеза».

СОЦИОБИОЛОГИЯ И ЕЁ ПРОТИВНИКИ

1. Адаптационистская программа социобиологии

В 1960-х гг. в науке о поведении наблюдались концептуальные изменения, что часто рассматривается как смена парадигмы по Куну (Thomas Kuhn) (Wuketits, 1997; Segerstrele, 2000). Под влиянием популяционной генетики и популяционной биологии сформировалась неодарвинистская наука о поведении, которая обозначалась сначала как экология поведения, а позднее, одновременно с распространением её на человека, как социобиология. Новые концепции – «родственного отбора» (Hamilton, 1964), «взаимного альтруизма» (Trivers, 1971) и «эволюционная теория игр» (Maynard, Smith, 1982) – объясняли адаптацией не только такие особенности репродуктивного поведения как выбор партнера и забота о потомстве (Trivers 1974), но и общественные, то есть те, которые не воздействуют непосредственно на благо отдельной особи (кооперация

и альтруизм). Эти общественные формы поведения оставались загадкой в контексте теории естественного отбора. Как, например, объяснить с позиции теории Дарвина то, что многие особи подают сигнал тревоги своим сородичам, даже если они сами в силу этого оказываются в смертельной опасности? Такое поведение ведёт скорее к гибели, чем к выживанию. Рассмотрим, что в подобных случаях утверждается в социобиологических теориях.

Теория родственного отбора («Kin Selection») возникла на основе исследований общественных насекомых и была сформулирована В. Д. Гамильтоном в статье «Генетическая эволюция социального поведения» (Hamilton, 1964, 1 & II). Поведение, которое непосредственно не ведёт к собственному успешному размножению, объяснялось «коллективным приспособлением» («Inclusive Fitness»): когда посредством акта альтруизма приносится польза родственникам особи, к примеру, братьям и сестрам, которые происходят из сходного с ней набора генов, то этим генам косвенно благоприятствует даже тот случай, когда особь, проявившая альтруизм, жертвует собой. Таким же образом в рамках социобиологии этой теорией объясняется гомосексуализм: в качестве «вспомогательного поведения» он генетически снижает вероятность близкородственного спаривания (Wilson, 1975).

Альтруистические формы поведения неблизкородственных особей также получили новое объяснение. На них сосредотачивается внимание в другой относительно успешной теории социобиологии – теории «взаимного альтруизма» (взаимной поддержки): особь ведёт себя как «взаимный альтруист», то есть если она отказывается от собственных возможностей размножения, то может рассчитывать на то, что сходное поведение других представителей ее вида позже предоставит ему такую возможность (Trivers, 1971; Wilson, 1975). Связанный с эволюционной теорией игры принцип «ты мне, я тебе» давал объяснение кооперативного поведения. При компьютерных расчётах эта стратегия оказалась самой успешной для всех участников биологического состязания (Axelrodt, Hamilton, 1981). Теория игры с 1970-х гг. привлекалась многими эволюционистами к математическому описанию форм поведения (Maynard Smith, 1982).

Эти основные идеи социобиологии ни в коей мере не могут считаться новыми. Её предшественниками в плане разработки генетической основы альтруизма были теоретики эволюционного синтеза – Р. А. Фишер и Дж. В. С. Холдейн. Гамильтон также

выводил свою концепцию родственного отбора из работ Фишера, поскольку он развивал индивидуалистическую точку зрения, а также следовал аргументации группового отбора Холдейна. Любопытно, что Холдейн как-то за кружкой пива пошутил, что согласно теоретическим расчётам он должен был принести себя в жертву ради пользы двух братьев и четырёх кузин, потому что это соответствует большей «генетической ценности» (Fisher 1930; Haldane 1955; Hamilton 1996). Идея взаимного альтруизма также имела предшественников. Концепция взаимопомощи как фактора эволюции среди животных была сформулирована ещё в начале XX в. русским исследователем Петром Кропоткиным (Kropotkin, 1910).

Вильсон обобщил теории объяснения общественных форм поведения, которые развивались в 1960-е гг. Главная его идея состояла в том, что даже сложные формы социального поведения появились в ходе эволюции посредством естественного отбора и представляют собой оптимальные приспособления в том, что касается успеха размножения (Wilson, 1975, 1978; Segerstrele, 2000). Чтобы объяснить эволюционным приспособлением даже такие формы поведения как агрессия, ревность или гомосексуализм, Вильсон должен был исходить из того, что они генетически обусловлены, то есть он перешел на сторону грубого генетического редукционизма. Это обстоятельство вызвало бурные дискуссии о научной ценности «адаптационистской программы» социобиологии. Вильсон со временем оказался совсем затравлен критикой, а социобиология – вопреки его оптимистическому прогнозу – стала не синтезом ряда пограничных дисциплин, а путём к глубокому кризису.

Наиболее основательно критиковали социобиологию эволюционисты – С. Гулд и Р. Левонтин (Lewontin 1978, 1979; Gould, Lewontin, 1979; Lewontin et al., 1984). Они подчёркивали, что эволюция не должна отождествляться с совершенствованием, и что в корне неверно относить к ней сложные формы социального поведения человека. Для того чтобы эти формы могли эволюционировать под действием естественного отбора, должны существовать определённые генетические факторы в какой-либо популяции (см. выше). Но такие генетические факторы, по крайней мере, среди людей, едва ли обнаружатся. Кроме того, нужно ещё доказать, что такие признаки организмов как агрессия, ксенофобия или определённые формы сексуального поведения, обусловлены ис-

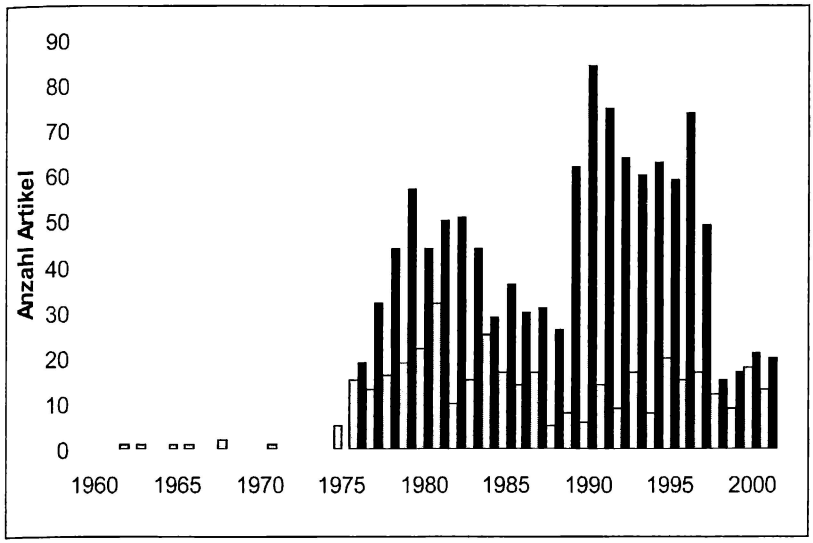


Рис. 1. *Данные из индекса научного цитирования 1960-2001*

Серые колонки показывают частоту употребления в статьях понятия «социобиология», черные – частоту цитирования книги Вильсона «Социобиология» (1975)

ключительно генами. Если социобиология определяет подобные формы поведения биологически, то есть генетически, и пытается объяснять их как приспособления (e. g. Wilson, 1975, 1978; Dawkins, 1976), то, по словам Левонтина, это является лишь «убедительными историями» (Lewontin, 1979). С характерной для этих дискуссий остротой он подчёркивал, что адаптационистская программа социобиологии, основанная на фиктивном генетическом детерминизме, является не чем иным как упражнением в остроумии, а не наукой, которая поставляла бы проверяемые гипотезы (Lewontin, 1979. P. 11; Lewontin et al., 1984). По его мнению, индивидуальной адаптацией, родственным отбором или взаимным альтруизмом можно попытаться объяснить любые формы поведения и игнорировать при этом другие силы эволюции – генетический дрейф, множественные селективные приспособления, аллометрические связи и т. д. Но нельзя, к примеру, объяснить появление однорогого носорога в Индии и двухрогого в Африке тем, что на Востоке лучше иметь один рог, а на Западе – два (Lewontin,

1979). Предположение, что все признаки организмов адаптивны, ведёт программу социобиологии к тавтологии, то есть она непроверяема и поэтому ненаучна.

В том же году появилось и следующее критическое выступление. В статье «Спандрели Сан Марко и парадигма Панглосса: критика адаптационистской программы» Гулд и Левонтин доказывали, что форма не обязательно должна быть связана с функцией (Gould, Lewontin, 1979). Они утверждали, что биологи-эволюционисты, которые считают имеющими силу только адаптивные объяснения, игнорируют другие явления природы, такие как, например, появление так называемых «планов строения». Между тем, в Континентальной Европе не принято анализировать «планы строения» исключительно на основе их приспособительного значения (Gould, Lewontin, 1979). Ошибочное предположение, что организм можно разделить на части и потом рассказывать «адаптивные истории» об их функциональной гармонии, является «старой привычкой»: ещё А. Уоллес (A. R. Wallace) совершил эту ошибку, когда посчитал естественный отбор исключительной причиной эволюции всех признаков (Romanes, 1900; Gould, Lewontin, 1979. P. 586). В качестве альтернативы авторы предлагали плюралистический подход, который использовал и сам Дарвин: «Плюралистический взгляд мог бы вернуть организмы, со всей их с трудом поддающейся изучению, однако всё же постижимой сложностью, обратно в эволюционную биологию» (Gould, Lewontin, 1979. P. 163). Эта серьёзная научная критика социобиологии появилась, к сожалению, на той стадии спора, когда он уже был сильно перегружен упрёками морального и политического характера. Споры о том, в какой мере могут применяться адаптивные объяснения в теории эволюции и анализе поведения, так и не были завершены.

Критика поступила и со стороны представителей социальных наук, таких, как например, антропология. Так, Маршалл Салинс в своей книге «Употребление и злоупотребление биологией» («The use and abuse of biology») (1976) утверждал, что обусловленные ситуацией наблюдаемые поступки человека не согласуются с социобиологическими расчётами, и высказал опасение, что социобиология представляет собой лишь однобокое объяснение общественных структур (Sahlins, 1976).

Сразу после появления книги Вильсона и её презентации в средствах массовой информации (Rensberger, 1975), некоторые

его сторонники объединились в «группу исследования социобиологии». Группа сформировалась, главным образом, по политическим мотивам. Нападки на неё и на самого Вильсона приняли агрессивные формы. Членов группы обвиняли в пропаганде расизма и геноцида. Вильсона засыпали листовками во время лекции, а на конференции AAAS 1978 окатили водой. Подобное напряжение сильно затрудняло анализ социобиологии, и её научное содержание отошло на задний план. В дальнейшем идеологические дебаты усилились из-за спровоцированной Р. Докинзом дискуссии об «эгоистичных генах».

2. Ричард Докинз и единицы отбора

В 1960-е гг. интенсивно велись дискуссии о том, действует ли отбор на группы или на отдельных особей (Wynne-Edwards, 1962; Maynard Smith, 1964; Williams, 1966). При этом большинство эволюционистов склонялись к тому, чтобы считать особей главным объектом действия естественного отбора. Эта дискуссия возникла с новой остротой, после того как английский этолог, ученик Тинбергена (N. Tinbergen), Ричард Докинз опубликовал книгу «Эгоистичный ген» (Dawkins, 1976). Он внёс в диспут о единицах отбора новую идею: единственным объектом действия естественного отбора являются гены, то есть элементарные единицы репликации. В популярной форме Докинз объяснял «эгоистичными генами» особенности поведения животных и человека. Он исходил из того, что только отдельные гены могли отбираться в ходе эволюции, поскольку они являются стабильными единицами. По его мнению, отдельные гены, которые не смешиваются заново в каждом организме, могли сами по себе приспосабливаться к выживанию и конкурировать между собой. В таком случае все живые существа, включая и человека, являются только живыми «сверхмашинами» и «одноразовой посудой» для самостоятельных генов, которые манипулируют нашим поведением (Dawkins, 1976).

С этим доведённым до предела редукционизмом по отношению к поведению человека Докинз подлил масла в огонь споров о генетическом детерминизме в социобиологии. Его провокационная идея получила широкое распространение среди читателей научно-популярной литературы, но его слабо поддержали в научной среде. Даже сторонники социобиологии, и в том числе Вильсон, дистанцировались от принципа «эгоистичных генов» (Segerstrele, 2000). Для большинства эволюционистов объектом отбора являлись це-

лые генотипы, а не отдельные гены (Lewontin, 1974; Gould, 1977; Mayr, 1984). Самым активным критиком Докинза стал Стивен Джей Гулд. Полемика Докинз-Гулд продолжалась до самой смерти Гулда (2002) и дала повод для новых исследований (Shanahan, 2001; Segerstrele, 2000). Гулд обвинял Докинза в утрате чувства реальности и в чрезмерном следовании логике дарвинизма (Segerstrele, 2000). Он утверждал, что только особи могут быть единицами отбора, и что этот принцип не может быть опровергнут ни «сверху», концепцией группового отбора Винн-Эдвардса (Wynne-Edwards), ни «снизу», эгоистичными генами Докинза (Gould, 1977).

Сейчас, 25 лет спустя, данные современной генетики говорят о том, что прав был скорее Гулд. Гены из-за своих сложных взаимодействий в геноме не могут иметь никакого самостоятельного значения. Таким образом, дискуссия о локализации единиц селекции показала, что редукционистские подходы к сложным биологическим системам ведут в тупик, так же как и дебаты о большем значении наследственной предрасположенности по сравнению с влиянием среды.

3. Проблема «предрасположенность – среда»

Дискуссия о роли наследственности и среды в развитии особи имеет давнюю историю. Она показала, что преувеличение роли врождённого или приобретённого поведения приводит к ошибочным выводам, поскольку оба влияния – наследственных факторов и влияния среды – неотделимы друг от друга (de Waal, 2002). При этом восприятие тематики «гены или среда» часто весьма субъективно и эмоционально окрашено, потому что каждый аргумент нередко использовался политически, а значит ненаучно (Lewontin et al., 1984; Beyler, 2001). Маятник объяснения человеческого поведения много раз раскачивался между «природой» и «культурой» на протяжении прошедшего столетия (Degler, 1991). Появлялись противоположные идеи от концепции «tabula rasa» реформаторов (неограниченной пластичности человеческого развития) – до утверждения фиксированности поведения «в крови и расе» в консервативных течениях (de Waal, 2000).

Поскольку социобиология настаивала на исключительно генетической основе форм поведения, спор о влиянии природы и культуры возник снова, хотя, казалось бы, в этот вопрос уже была внесена ясность (Richards, 1987; Barlow, 1991). В противоположность ранним дискуссиям, споры под вывеской социобиоло-

гии привнесли мало нового в эту проблему, прежде всего, потому что они слишком углубились в сторону морально-политических соображений (Barlow, 1991).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. СУДЬБА СОЦИОБИОЛОГИИ

В 2000 г. к 25-летнему юбилею социобиологии вновь появились многочисленные отзывы о ней с разных сторон, которые, опять же, были весьма противоречивы (Alcock, 2000; Segerstrele, 2000; Yudell, Desdalle, 2000; Wilson, 2000). Социобиологи заявляли о победе своей дисциплины (Alcock, 2000; Wilson, 2000). Их противники тоже претендовали на победу. «Почему мы выиграли спор, объяснил ещё Гулд в 1984 г.» – утверждали они (цит. по Segerstrele, 2000). Оказалось, что дискуссии вокруг социобиологии привели скорее к расколу: специалисты в этой области резко разделились. В качестве научной дисциплины она также не состоялась. Исследование форм поведения в эволюционной перспективе развивалось с начала 1990-х гг. под наименованием «эволюционной психологии» (Barkow et al., 1992; Badcock, 2000). Социобиологические модели поведения животных нашли своё место в традиционной экологии поведения, но её представители избегают этого понятия (Krebs, Davies, 1993, 1997). Завышенные претензии к объяснению, редукционистская программа, недостаточное эмпирическое обоснование и сильные споры с морально-политическим уклоном привели к кризису социобиологии.

Несмотря на то, что с научной точки зрения социобиология крайне спорна, она имела большой научно-популярный эффект. Книги социобиологов попали в число бестселлеров и завоевали премии (Dawkins, 1976; z. B. Wilson, 1978). Это связано с тем, что средства массовой информации хорошо разрекламировали концепцию Вильсона. Она была отражена во всевозможных рекламных объявлениях, публикациях в газетах и журналах (Kolata, 1975a & b), в телевизионных интервью (Mazur, 1976, 1981; Nelkin, 1987). В то же время средства массовой информации не беспокоились о том, чтобы слово получили и критики социобиологии. Это можно объяснить тем, что только немногие учёные могут контролировать каналы связи между наукой и средствами популяризации науки (Mazur, 1981). Мнение специалистов, которые пытались разоблачить социобиологию, осталось мало известным широкой общественности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Alcock, J. The Triumph of Sociobiology. New York: Oxford University Press, 2000.

Axelrodt, R.; Hamilton, W. D. The evolution of cooperation // Science, 1981, vol. 211, p. 1390–1396.

Badcock, C. R. Evolutionary Psychology: A Critical Introduction. Cambridge: Polity Press, 2000.

Barkow, J. H.; Cosmides, L.; Tooby, J. (eds.) The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture. New York; Oxford: Oxford University Press, 1992.

Barlow, G. W. Nature-Nurture and the Debates Surrounding Ethology and Sociobiology // American Zoologist, 1991, vol. 31, p. 286–296.

Bateson, P. P. G. Preface // Current Problems in Sociobiology / Kings College Sociobiology Group Eds. Cambridge: Cambridge University Press, 1982, p. xi-xi.

Beyler, R. Angeboren oder Anerzogen? Der Trend zur Natur: Historischer Kontext und aktuelle Fragen // Darwinismus und/als Ideologie / U. Hossfeld, R. Broemer (Hrsg.). Berlin: VWB, 2001, S. 359–377.

Brown, J. The Evolution of Behavior. New York: Norton Press, 1975.

Dawkins, R. Das egoistische Gen. (2. Auflage.) Reinbeck: Rowohlt Taschenbuch Verlag, 1996.

Dawkins, R. The selfish gene. Oxford: Oxford University Press, 1976.

De Waal, F. Der Affe und der Sushimeister. München: Carl Hanser Verlag, 2002.

De Waal, F. Wer beherrscht den Menschen: Gene oder Umwelt? // Spektrum der Wissenschaft, Digest, 2000, Nr. 2, S. 68–73.

Degler, C. N. In search of human nature: The Decline and Revival of Darwinism in American Social Thought. New York: Oxford University Press, 1991.

Fisher, R. A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.

Gould, S. J. Caring groups and selfish genes // Natural History, 1977, vol. 86 (12), p. 20–24.

Gould, S. J. Fulfilling the sprandrels of world and mind // Understanding the scientific Prose / J. Selzer (ed.). Madison, WI: University of Wisconsin Press, 1993, p. 310–336.

Gould, S. J.; Lewontin, R. C. The spandrels of San Marko and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptionist programme // Proceedings of the Royal Society of London, 1979, 205B, p. 581–598.

Haldane, J. B. S. Population genetics // New Biology, 1955, vol. 18, p. 34–51.

Hamilton, W. D. The genetical evolution of social behaviour. I, II // Journal of Theoretical Biology, 1964, vol. 7, p. 1–16, 17–32.

Hamilton, W. D. Narrow Roads of Gene Land: The Collected Papers of W. D. Hamilton. Oxford; New York: W. H. Freeman, 1996.

Hemminger, H. Der Mensch – Marionette der Evolution? Eine Kritik an der Soziobiologie. Frankfurt am Main: Fischer Taschenbuchverlag, 1983.

Junker, T.; Hossfeld, U. Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2001.

Kolata, G. B. Sociobiology (I): Models of Social Behavior // Science, 1975a, vol. 187, p. 50–51.

Kolata, G. B. Sociobiology (II): The Evolution of Social Systems // Science, 1975b, vol. 187, p. 156–157.

Krebs, J. R. Sociobiology ten years on // New Scientist, 3 October 1985 (No. 1476), p. 40–43.

Krebs, J. R.; Davies, N. B. (eds.) Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. (4th ed.) Oxford: Blackwell, 1997.

Krebs, J. R.; Davies, N. B. An Introduction to Behavioral Ecology. (3rd. ed.) Oxford; Boston: Blackwell, 1993.

Kropotkin, P. Gegenseitige Hilfe in der Tier- und Menschenwelt. Leipzig: Thomas, 1910.

Lewontin, R. C. Adaptation // Scientific American, 1978, vol. 239, p. 156–169.

Lewontin, R. C. It ain't necessarily so. The dream of the human genome and other illusions. 2nd ed. New York: The New York Review of Books, 2000.

Lewontin, R. C. Sociobiology as an adaptionist program // Behavioral Science Journal, 1979, vol. 24, p. 5–14.

Lewontin, R. C. The Genetic Basis of Evolutionary Change. New York: Columbia University Press, 1974.

Lewontin, R. C.; Rose, S.; Kamin, L. Not in Our Genes. New York: Pantheon Books, 1984.

Maynard Smith, J. Evolution and the Theory of Games. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.

Maynard Smith, J. Group selection and kin selection // Nature, 1964, vol. 201, p. 1145–1147.

Mayr, E. Preface // The unity of the genotype. Genes, Organisms, Populations / R. Brandon, R. Burian (eds.). Cambridge, Mass.: MIT Press, 1984, p. 69–70.

Mazur, A. Media coverage and public opinion on scientific controversies // Journal of Communication, 1981, vol. 31, p. 106–115.

Mazur, A. On Wilsons Sociobiology // American Journal of Sociology, 1976, vol. 82 (3), p. 697–700.

Nelkin, D. Selling Science: how the press covers science and technology. New York: W. H. Freeman and Company, 1987.

Rensberger, B. Sociobiology: Updating Darwin on Behavior // The New York Times, 1975, May 28, p. 1, 52.

Richards, R. J. Darwin and the emergence of evolutionary theories of mind and behavior. Chicago: University of Chicago Press, 1987.

Romanes, G. J. The Darwinism of Darwin and of the post-Darwinian schools // Darwin, and after Darwin. Vol. 2 / Ed. G. J. Romanes. London: Longmans, Green & Co., 1900.

Sahlins, M. D. The use and abuse of biology: An anthropological critique of sociobiology. Ann Arbor: University of Michigan Press, 1976.

Segerstrele, U. Collegues in conflict: An 'in vivo' analysis of the sociobiology controversy // Biology and Philosophy, 1986, vol. 1 (1), p. 53–87.

Segerstrele, U. Defenders of the Truth: The Battle for Science in the Sociobiology Debate and Beyond. New York: Oxford University Press, 2000.

Shanahan, T. Methological and Contextual Factors in the Dawkins-Gould Dispute over Evolutionary Progress // Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci., 2001, vol. 32 (1), p. 127–151.

Tooby, J.; Cosmides, L. The psychological foundations of culture // The Adapted Mind / J. Barkow, L. Cosmides, J. Tooby (eds.). New York: Oxford University Press, 1992.

Trivers, R. L. Parent offspring conflict // American Zoologist, 1974, vol. 14, p. 249–264.

Trivers, R. L. The evolution of reciprocal altruism // Quarterly Review of Biology, 1971, vol. 46, p. 35–57.

Wade, N. Sociobiology: Troubled Birth for New Discipline // Science, 1976, vol. 19, p. 151–155.

Weber, T. Darwin und die Anstifter. Die neuen Biowissenschaften. Köln: Du Mont Buchverlag, 2000.

Williams, G. C. Adaptation and Natural Selection. Princeton: Princeton University Press, 1966.

Wilson, E. O. On Human Nature. Cambridge (Mass.); London: Harvard University Press, 1978.

Wilson, E. O. Sociobiology: The new Synthesis. 25th Anniversary Edition. Cambridge (Mass.): Harvard University Press, 2000.

Wilson, E. O. Sociobiology: The new Synthesis. Cambridge (Mass.): Harvard University Press. 1975.

Wright, S. Evolution and the genetics of populations. Chicago: University of Chicago Press, 1968.

Wuketits, E. M. Soziobiologie. Die Macht der Gene und die Evolution sozialen Verhaltens. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, 1997.

Wuketits, E. M. Was ist Soziobiologie? München: Beck Verlag, 2002.

Wynne-Edwards, V. C. Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1962.

Yudell, M.; Desdalle, R. Sociobiology: Twenty-Five Years Later // Journal of the History of Biology, 2000, vol. 33, p. 577–584.

Глава 3
ЭМПИРИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ:
классический дарвинистсткий и альтернативный подходы

БЛИЗКОРОДСТВЕННЫЕ ГРУППЫ ВИДОВ ВОСТОЧНОАФРИКАНСКИХ ЦИХЛИД: последние исследования по молекулярной филогенетике и популяционной генетике[1]

Вальтер Зальцбургер

Базельский Университет (Швейцария), Институт Зоологии и эволюционной биологии

Аксель Мейер

Кафедра зоологии и эволюционной биологии биологического факультета Университета Констанц (Германия)

The species flocks of East African cichlid fishes: recent advances in molecular phylogenetics and population genetics

Walter Salzburger, Axel Meyer

Abstract

With more than 3,000 species, the fish family Cichlidae is one of the most species-rich families of vertebrates. Cichlids occur in southern and central America, Africa, Madagascar, and India. The hotspot of their biodiversity is East Africa, where they form adaptive radiations composed of hundreds of endemic species in several lakes of various sizes and ages. The unparalleled species richness of East African cichlids has been something of a conundrum for evolutionary biologists and ecologists, since it has been in doubt whether these hundreds of species arose by allopatric speciation or whether it is necessary to invoke somewhat less traditional models of speciation, such as micro-allopatric, peripatric, or even sympatric speciation or evolution through sexual selection mediated by female choice. Ernst Mayr's analyses of these evolutionary uniquely diverse species assemblages have contributed to a more direct approach to this problem and have led to a deeper understanding of the patterns and processes that caused the formation of these huge groups of species. We review here recent molecular data on population differentiation and phylogenetics, which have helped to unravel, to some extent, the patterns and processes that led to the formation and ecological maintenance of cichlid species flocks. It is becoming

[1] Английская версия статьи была опубликована в Naturwissenschaften (2004) 91: 277–290

apparent that sexually selected traits do play an important role in speciation in micro-allopatric or even sympatric settings. Species richness seems to be roughly correlated with the surface area, but not the age, of the lakes. We observe that the oldest lineages of a species flock of cichlids are often less species-rich and live in the open water or deepwater habitats. While the species flocks of the Lake Malawai and the Lake Victoria areas were shown to be monomonophyletic, the cichlid assemblage of Lake Tanganyika seems to consist of several independent species flocks. Cichlids emerge as an evolutionary model system in which many fundamental questions in evolution and ecology can be tested successfully, yet for other fish species flocks the relative importance of alternative mechanisms of speciation is likely to differ from that in cichlid fish.

Резюме

Семейство рыб Cichlidae (цихлид), в которое входит более чем 3000 видов, – одно из наиболее богатых видами среди позвоночных. Цихлиды водятся в Южной и Центральной Америке, Африке, на Мадагаскаре и в Индии. Основным центром их биоразнообразия является Восточная Африка, где цихлиды благодаря адаптивной радиации образовали сотни эндемичных видов в нескольких озерах различного размера и возраста. Не имеющее себе равных видовое богатство восточно-африканских цихлид представляет собой своего рода загадку для эволюционных биологов и экологов, поскольку существуют сомнения: возникли ли эти сотни видов путем аллопатрической специализации или же необходимо привлечь какие-то менее традиционные модели видообразования, такие как микроаллопатрическое, перипатрическое или даже симпатрическое, или же эволюцию путем полового отбора, опосредованного выбором самки. Эрнст Майр сделал анализ этих необыкновенно разнообразных в эволюционном отношении групп видов, способствовавший прояснению проблемы и давший более глубокое понимание паттернов и процессов, которые привели к образованию этих видов. Мы рассмотрим здесь последние молекулярные данные по популяционной дифференциации и филогенезу, которые помогли в некоторой степени разобраться в паттернах и процессах, ведущих к формированию и поддержанию экологического баланса близкородственных групп видов цихлид. Несомненно, важную роль в видообразовании по микроаллопатрическому или даже симпатрическому типу играют половые различия. Похоже, видовое богатство грубо коррелирует с площадью поверхности, но не с возрастом озер. Мы видим, что самые старые линии видовых групп цихлид зачастую менее богаты видами и живут в открытой воде или являются глубоководными. Показано, что близкородственные группы видов озера Малави и озера Виктория являются монофилетическими, в то время как сообщество цихлид озера Танганьика, судя по всему, состоит из нескольких независимых близкородственных видовых групп. Цихлиды стали

модельной эволюционной системой, на которой можно успешно протестировать множество фундаментальных вопросов эволюции и экологии, хотя, похоже, у других близкородственных видовых групп рыб относительная значимость альтернативных механизмов видообразования другая, нежели у цихлид.

ВВЕДЕНИЕ

Цихлиды (Cichlidae) – тропические пресноводные рыбы, превосходящие все остальные группы позвоночных по абсолютному числу видов (~3000), многообразию форм тела, разнообразию окраски, различиям в поведении и степени трофической и экологической специализации (см. Fryer, Iles, 1972; Coulter, Meyer, 1993; Stiassny, Meyer, 1999; Kornfield, Smith, 2000; Schluter, 2000; Kocher, 2004). Иключительное разнообразие рыб из семейства Cichlidae привлекало внимание эволюционных биологов с того момента, когда в конце XIX века были опубликованы первые сообщения о фауне рыб Восточной Африки (Boulenger, 1898),. На цихлид смотрели как на загадочную, труднообъяснимую, ненормально богатую видами группу. Их необычайная вариабельность сделала из них важную модель и хрестоматийный пример быстрой специализации и диверсификации (Fryer, Iles, 1972; Stiassny, Meyer, 1999; Kornfield, Smith, 2000; Schluter, 2000; Kocher, 2004).

Молекулярный филогенетический анализ (Zardoya et al., 1996; Streelman et al., 1998; Farias et al., 2000, 2001; Sparks, 2004) показал, что филогенетические связи между основными линиями цихлид согласуются с первоначальным распространением в Гондване, поскольку индийские и мадагаскарские виды формируют самую нижнюю линию, а монофилетические африканские и американские линии представляют собой сестринские группы – такой тип распространения соответствует скорее модели биогеографического замещения, чем морскому расселению (рис. 1). Лишь около дюжины ныне живущих видов представляют самую базальную линию цихлид из Индии/Шри Ланки и Мадагаскара – двух массивов суши, первыми отделившихся от суперконтинента Гавана между 165 и 130 млн лет назад (MYA). В Америке водится 400-500 видов. Центр биоразнообразия цихлид – Восточная Африка, где они обитают частью в некрупных, частью в чрезвычайно больших озерах (а также в реках) и образуют так называемые «близкородственные группы видов», причем в каждом из этих озер насчитываются со-

тни эндемичных видов. В Восточной Африке цихлиды наиболее разнообразны в озерах Виктория, Малави и Танганьика (рис. 2), где, возможно, водится более 1800 видов.

Озеро Танганьика, чей возраст насчитывает 9-12 млн лет, – самое старое из восточно-африканских Великих Озер (Cohen et al., 1993, 1997). За ним следует озеро Малави, возможный возраст которого 2-5 млн лет (Johnson, Ng'ang'a, 1990; Delvaux, 1995). Оба озера имеют форму и характеристики, типичные для рифтовых озер, поскольку они локализованы в расщелине между восточно-африканским и центрально-африканским тектоническим плато.

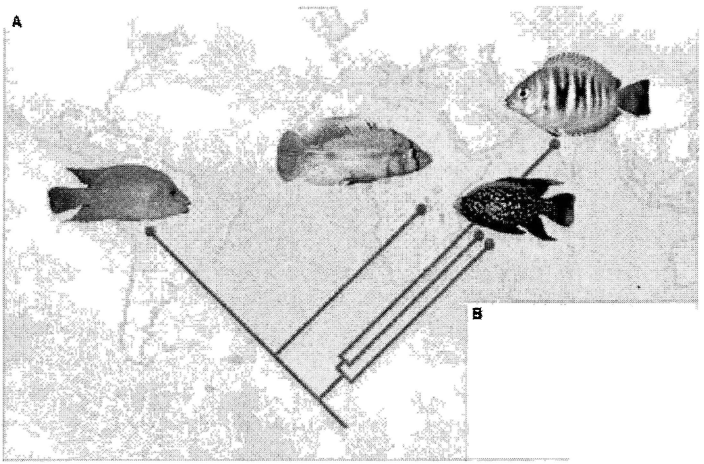


Рис. 1. *Распределение Cichlidae, А. Распространение цихлид, представители из Индии, Шри-Ланки и Мадагаскара формируют базисную линию, а реципрокно монофилетические африканские и американские линии являются сестринскими группами, что согласуется с первоначальным распространением в Гондване (Zardoya et al., 1996; Streelman et al., 1998; Farias et al., 2000, 2001; Sparks ,2004). В. Суперконтинент Гондвана, около 200 млн лет назад (MYA).*

Озера эти сравнительно узки и чрезвычайно глубоки (до 1459 м в случае озера Танганьика). Озеро Виктория, однако, довольно мелкое (максимальная глубина 80 м) и самое молодое из восточно-африканских Великих Озер сформировалось оно между 250 и 750 тыс. лет назад (Johnson et al., 1996). Озеро Виктория, размер которого сопоставим с Ирландией (около 68800 км^2), – самое большое

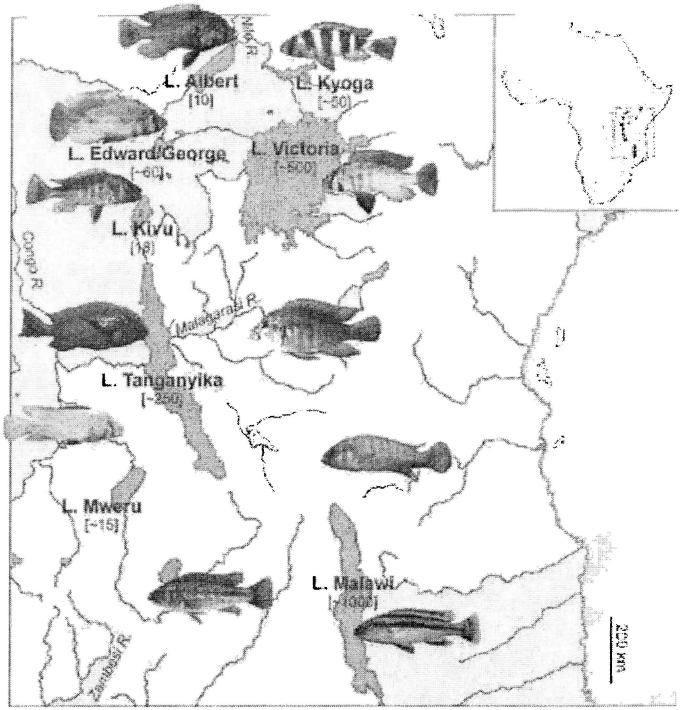


Рис. 2. *Центром биоразнообразия цихлид является Восточная Африка, где они водятся в реках и озерах и образуют близкородственные видовые группы, отличающиеся не имеющим себе равных видовым богатством и морфологическим разнообразием. Известно более 2000 видов цихлид, 80% которых принадлежат к одной трибе, Haplochromini. Наиболее богатые видами сообщества найдены в восточно-африканских Великих Озерах: Танганьике, Малави и Виктории. Более 200 видов живут в реках (четыре нарисованных представителя помечены звездочкой). Оценочное число видов приведено в квадратных скобках.*

в мире тропическое озеро, и в нем водится 500 или более эндемичных видов цихлид (Seehausen, 1996). Молекулярные филогенетические исследования подтвердили, что «супергруппа» озера Виктория включает не только эндемичных цихлид, живущих внутри озера, но также некоторые виды из соседних озер, таких как озера Альберт, Эдуард, Джордж, Кьога и Киву, и что им около 100 000 лет (Meyer et al., 1990; Nagl et al., 2000; Seehausen et al., 2003; Verheyen et al., 2003). В озере Малави водится 500-700 (по некоторым оцен-

кам даже больше 1000) видов цихлид (Turner et al., 2001), тогда как число видов цихлид в озере Танганьика оценивают как «всего лишь» около 200-250 видов (Snoeks et al., 1994). Надо заметить, что это число, похоже, является недооценкой действительного количества биологических видов цихлид в данном озере.

СПОСОБЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Невероятное разнообразие сообществ видов цихлид рассматривалось исторически как сложная задача, как «проблема цихлид», которую по крайней мере несколько исследователей считали явлением спорным или даже противоречащим традиционным моделям видообразования. Несколько ученых, в том числе те, кому принадлежат первые работы по теории видообразования (Woltereck, 1931; Rensch, 1933; Kosswig, 1947; Brooks, 1950), привлекали симпатрическую модель видообразования для объяснения того, как такое множество видов могло возникнуть в одном водоеме, без очевидных барьеров для дрейфа генов и, следовательно, генетической дифференциации популяции. Очевидно, что эволюционный процесс у цихлидовых рыб представляет собой нечто особое, что может – по крайней мере по мнению некоторых исследователей – требовать особых объяснений. Два основных подхода к проблеме цихлид должны объяснять: 1) как могло возникнуть такое множество видов цихлид и почему так не произошло с другими семействами рыб, которые также водятся в этих озерах: 2) как поддерживается экологический баланс у этих видов без того, что одни виды побеждают в конкурентной борьбе, что приводит к вымиранию других.

Считается, что за разнообразие цихлид отвечают несколько факторов. Один связан с их специализированной анатомией. Цихлиды имеют два ряда челюстей: одна формирует «нормальный» рот, для всасывания, скобления или откусывания кусков пищи, другая – «внутренний», который развивается из 5-й жаберной дуги и находится в горле, чтобы давить и размельчать кусочки пищи перед проглатыванием. Особая организация глоточного челюстного аппарата – синапоморфия, характерная для всех цихлид (Liem, 1973, 1980). Челюсти чрезвычайно подвижны и адаптивны; например, они могут изменять свою форму даже во время жизни одного индивидуума (см. обсуждение у Майра, 1990a, 1990b). Второй фактор связан со сложным половым пове-

дением цихлид и, в частности, с различными моделями заботы о потомстве, которые обнаружены у цихлид восточно-африканских озер (Fryer, Iles, 1972; Goodwin et al., 1998; Stiassny, Meyer, 1999; Barlow, 2000; Kornfield, Smith, 2000; Klett, Meyer, 2002). Недавние исследования подтвердили, что половой отбор путем выбора самкой брачной окраски самца также может играть важную роль в эволюции восточно-африканских цихлид (Dominey, 1984; Meyer, 1993; Turner, Burrows, 1995; Deutsch, 1997; Seehausen, van Alphen, 1999; Barlow, 2000; Danley, Kocher, 2001). Специализацию у восточно-африканских цилид на основе полового отбора предположили на базе как полевых наблюдений (van Oppen et al., 1998), так и лабораторных экспериментов по выбору пары (Knight et al., 1998; Seehausen et al., 1999). Дополнительным доказательством полового отбора является заметное нарушение визуальных репродуктивных барьеров в условиях монохроматического света или в мутной воде (Seehausen et al., 1997).

ЭРНСТ МАЙР И ВИДООБРАЗОВАНИЕ ЦИХЛИД

«Проблема цихлид» была в течение более чем 60 лет предметом, к которому Эрнст Майр периодически возвращался в своих трудах начиная с того времени, как он впервые упомянул о ней в своей программной книге «Систематика и происхождение видов» (Mayr, 1941). Он обсуждал различные аспекты проблемы цихлид и предположил, что размер и возраст озер может быть намного более важным определяющим фактором числа видов (то есть может с ним позитивно коррелировать), чем хищничество, которое было в то время превалирующей гипотезой (Worthington, 1937, 1940). Майр предположил, что хищники могут оказывать влияние впоследствии, поскольку «они могут истреблять аберрантные формы» (Mayr, 1942, p 272), и становятся «консервативным фактором, предотвращающим суперспециализацию, но не ясно, как они могли бы влиять на возникновение прерывностей». Двадцать лет назад Майр (1984) сделал краткий обзор работ по близкородственным группам видов рыб в комментарии к сводному изложению обширных эмпирических исследований (Echelle, Kornfield, 1984) и резюмировал основные открытые вопросы по формированию близкородственных групп видов цихлид следующим образом:

1) Является ли наличие сотен близкородственных видов в одном озере несовместимым с традиционными способами аллопатрической специализации?

2) Опровергают ли близкородственные группы видов принцип конкурентного исключения?

Майр (1984) указал на недостаток эмпирических данных и возникающие из-за этого сложности с ответом на некоторые фундаментальные проблемы, касающиеся близкородственных групп видов цихлид, которые ставят в тупик эволюционную теорию. При обзоре доступной литературы и анализе существующих знаний, или, скорее, сравнительного отсутствия их в то время, Майр вывел три следующие основные области, знания в которых неопределенны:

1. Неопределенность, связанная с возрастом близкородственных групп видов и их ареалом

Поскольку 20 лет назад возраст близкородственных групп был еще не известен, было неясно, действительно ли близкородственные группы возникли в ходе невероятно быстрых процессов видообразования, что ставит под сомнение традиционные способы видообразования.

2. Неопределенность, связанная с таксономическими данными

В таксономическом отношении близкородственные группы видов были изучены неудовлетворительно, и во многих случаях родственные связи в сестринской группе были не очевидны и основывались только на морфологических признаках. Позже обнаружили, что во многих таких случаях наблюдаются высокие уровни гомоплазии (см. ниже). Таким образом, то, что большинство (или все) из этих предполагаемых видов являются настоящими биологическими видами, не подвергается сомнению. Доказано, что генетически они хорошо различаются, даже если зачастую чрезвычайно сходны морфологически.

3. Неопределенность, связанная с кладистическим анализом.

Майр (1984), возможно, правильно жаловался, что достигнуты пределы кладистического анализа, что дает чрезвычайное генетическое и морфологическое сходство такого большого числа видов (см. также Майр, Брок, 2002). Интересно, что Майр признавал, что гомоплазия и параллелизм, которые скорее всего наблюдают-

ся (хотя и не доказано, что это именно гомоплазия, а не синапоморфии) среди больших групп близкородственных видов, бросают вызов филогенетической реконструкции эволюционных связей и, что, возможно, более важно, исследованию процессов формирования родословных (наследования).

Майр (1984) подчеркнул как несовершенство аналитических техник, так и недостаток важных данных, и рассмотрел три основные потенциальные причины огромного числа видов цихлид:

1. Многократное заселение озерных местообитаний различными речными предками (что ставит под вопрос монофилию этих близкородственных групп видов).
2. Слияние маленьких озер и их субгрупп в большие близкородственные группы видов из-за повышения уровня озер.
3. Внутриозерное видообразование по одному из нескольких возможных механизмов видообразования.

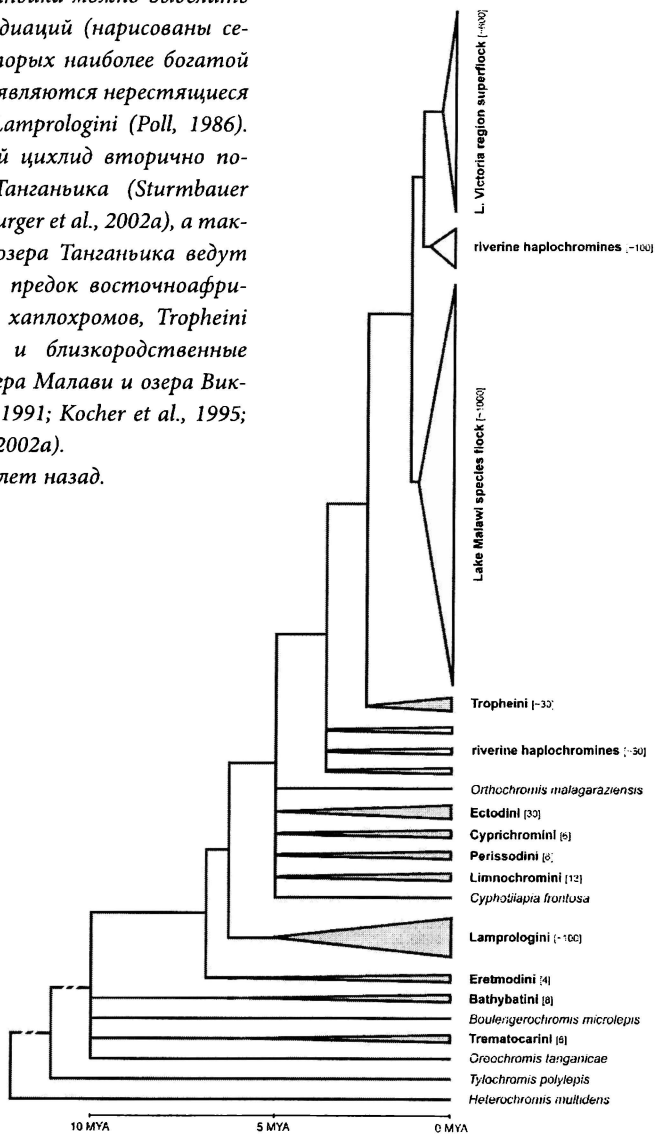
Майр (1941), как и Ренш (1933), в отличие от Коссвига (1947), вначале поддерживал такие объяснения, как многократное заселение и слияние маленьких групп в большие, что могло частично объяснить появление удивительно больших групп близкородственных видов цихлид. Однако позже Майр почувствовал, что за формирование этих больших групп видов ответственно внутриозерное видообразование (Mayr, 1984).

По Майру (1984), работу внутриозерного видообразования, можно представлять себе несколькими способами. Частичное географическое разделение – благодаря колебаниям уровня крупных озер – больших и глубоких бассейнов озер, таких как озера Танганьика или Малави, на несколько суббассейнов может способствовать аллопатрическому видообразованию. В больших озерных бассейнах, не разделенных на меньшие бассейны, может также работать аллопатрическое видообразование. Цихлидовые рыбы известны своей резко выраженной филопатрией и довольно низкими способностями к расселению, которые, по Майру (1984), способствуют аллопатрическому внутриозерному видообразованию. Кроме того, большинство цихлид очень тесно зависят от определенного типа субстрата, например, песчаного или каменного, из-за очень высокой пищевой специализации. Мозаичное распределение различных типов местообитаний по берегам больших африканских озер предоставляет богатые возможности для популяционного подразделения и является эффективным барьером для дрейфа генов.

Наконец, пространственное распределение нерестилищ дискретно. Это вместе с небольшим фактическим размером популяции (побочным продуктом чего такое распределение является) могло бы способствовать быстрой эволюции прекопуляционных изолирующих механизмов. Майр (1984) предположил, что привязанность к месту нереста может быть важным фактором, содействующим видообразованию в близкородственных группах видов восточноафриканских цихлид. Это предположение по сути еще не получило развития. Майр утверждал, что видообразование – в значительной степени неадаптивный побочный продукт изоляции. Добжанский (1937), с другой стороны, возражал, что во время процесса видообразования прекопуляционные механизмы лишь частично формируются в периоды изоляции и полное развитие получают благодаря естественному отбору промежуточных фенотипов (неполноценность гибридов) после контакта с соседними исходными видами. Следовательно, как морфологические, так и экологические различия между этими дивергирующими популяциями будут усиливаться

Майр (1984) постулировал, что для объяснения эволюции близкородственных групп цихлид необходимо показать, что в экологической обстановке африканских озер задействованы два набора факторов: существование изолирующих механизмов (экологических или поведенческих), которые не давали бы вновь образующимся видам сливаться с другими видами, и факторы, которые могли бы в первую очередь быть ответственны за содействие эволюции изолирующих механизмов. Великий эволюционист всегда возражал против выдвижения экологических и географических факторов в качестве главных первичных движущих сил изоляционных механизмов (Mayr, 1947, 1963), потому что чувствовал, что видообразование как побочный продукт экологической дивергенции исходных видов маловероятно, поскольку различия экологических ниш многих образующихся видов были бы слишком незначительны для полной репродуктивной изоляции. Ссылаясь на Домини (1984), он, напротив, говорил, что половой отбор может быть более мощной движущей силой видообразования, чем экологические факторы. Майр продолжал утверждать, что половой отбор надо расценивать как микроаллопатрическое видообразование, поскольку быстрая эволюция прекопуляционных изолирующих механизмов привела бы к «спаривающимся группам» индивидуумов, которые неким образом пространственно изолированы.

Рис 3. *Молекулярная филогения восточноафриканских цихлид (сост. по Klett, Meyer, 2002; Salzburger et al., 2002a; Verheyen et al., 2003). Внутри сообщества озера Танганьика можно выделить несколько субрадиаций (нарисованы серым), среди которых наиболее богатой видами трибой являются нерестящиеся на субстрате Lamprologini (Poll, 1986). Несколько линий цихлид вторично покинули озеро Танганьика (Sturmbauer et al., 1994; Salzburger et al., 2002a), а также, похоже, из озера Танганьика ведут свой род общий предок восточноафриканских речных хаплохромов, Tropheini из Танганьика, и близкородственные группы видов озера Малави и озера Виктория (Nishida, 1991; Kocher et al., 1995; Salzburger et al., 2002a).*
***MYA** – миллион лет назад.*



В следующем разделе мы попытаемся суммировать основные достижения последних двадцати лет, полученные в основном благодаря молекулярным технологиям, с того момента, когда в публикации Майра (1984) была обозначена «проблема цихлид». Мы сделаем обзор имеющихся данных по филогенетическим связям и популяционной структуре близкородственных групп видов цихлид в Великих озерах Восточной Африки и обсудим концепцию обширных близкородственных групп видов в свете этих гипотез. Затем сосредоточимся на внутриозерном видообразовании и тех механизмах, по которым могло возникнуть уникальное разнообразие цихлид в Восточной Африке. В заключение мы скажем, что в будущем эволюционно-генетический подход должен значительно продвинуть наше понимание форм и процессов, вовлеченных в взрывное видообразование и адаптивную радиацию у цихлид, а также у других групп организмов.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ДАННЫЕ И ВОСТОЧНОАФРИКАНСКИЕ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫЕ ГРУППЫ ВИДОВ ЦИХЛИД

Озеро Виктория

Сообщество цихлид в озере Виктория (см. рис. 2) было одной из первых эндемичных фаун, которую изучили с помощью молекулярных филогенетических методов (Sage et al., 1984; Meyer et al., 1990). Исследование Майра и соавторов (1990) основывалось на сегменте b-гена митохондриальной хромосомы, где вообще не обнаружили вариаций, и на контрольном регионе митохондриальной ДНК, эволюционирующем с максимальной скоростью. В числе прочих находок, в этой работе установили монофилию близкородственной группы видов цихлид района озера Виктория. Однако в эту работу (1990) не вошли выборки из всех озер, соседних с озером Виктория, которые образуют «супергруппу» близкородственных видов, основанную на морфологических признаках (Greenwood, 1973, 1979, 1980). В нашем недавнем филогеографическом исследовании было высказано мнение, что «супергруппа» (теперь включающая фауну цихлид из озер Виктория, Альберт, Эдуард, Джордж, Кьога и Киву) происходит от эндемиков озера Киву, и было показано, что сообщество цихлид озера Виктория в техническом смысле имеет двух предков (дифилетично) (Verheyen

et al., 2003). Кроме того, возраст «супергруппы» обсуждался детально (Meyer et al., 1990; Fryer, 1997, 2001, 2004; Booton et al., 1999; Nagl et al., 2000; Sturmbauer et al., 2001; Seehausen. 2002; Seehausen et al., 2003; Verheyen et al., 2003), особенно после геологических данных, подтвердивших, что весь бассейн озера полностью высыхал между 15600 и 14700 лет назад (Johnson et al., 1996). Согласно молекулярным филогенетическим исследованиям, возраст фауны цихлид в озере Виктория меньше 200 000 лет (Meyer et al., 1990; Nagl et al., 2000), и, возможно, составляет около 100 000 лет (Verheyen et al., 2003; Salzburger et al.,, 2004). Из-за чрезвычайно молодого возраста сообщества довольно трудно сделать филогенетическое заключение о видах цихлид в супергруппе, и виды часто имеют одинаковые митохондриальные гаплотипы (Verheyen et al., 2003; R.O. Abila et al., неопубл.). Кроме того, у цихлид озера Виктория было обнаружено постоянство полиморфизмов в некодирующих областях ядерной ДНК (Nagl et al., 1998).

Озеро Малави

Из почти 1000 видов озера Малави лишь сравнительно небольшая часть была объектом филогенетического анализа (Meyer et al., 1990, 1996b; Kocher et al., 1993; Moran et al., 1994; Reinthal, Meyer, 1997; Albertson et al., 1999; Shaw et al., 2000; Takahashi et al., 2001a; Allender et al., 2003). В исследовании, основанном на двух сегментах митохондриальных генов, в которое вошли все основные родословные линии, известные к тому времени, было установлено, что представители пелагических родов Rhamphochromis и Diplotaxodon являются сестринской группой по отношению к кладе, образованной живущими среди скал цихлидами «mbuna», цихлидами «non-mbuna», *Copadichromis virginalis*, и представителем речных цихлид *Astatotilapia calliptera* (Meyer et al., 1996b; Shaw et al., 2000). Наличие анцестрального полиморфизма среди видов сделало реконструкцию родственных связей между цихлидами озера Малави более запутанной (Moran, Kornfield, 1993), что отражает молодой возраст этой группы видов. Недавние исследования с использованием метода AFLP, призванные решить эту проблему, подтвердили филогенетические гипотезы большего числа субгрупп у цихлид mbuna (Albertson et al., 1999; Allender et al., 2003). Популяционно-генетический анализ, основанный на микросателлитных маркерах, успешно применялся также у цихлид mbuna озера Малави, и было показано, что глубоководные

и песчаные участки могут служить сильными барьерами для потока генов (van Oppen et al., 1997; Arnegard et al., 1999; Markert et al., 1999). Иногда отрыва местообитаний друг от друга всего лишь на 35 м достаточно, по видимому, чтобы изолировать две популяции (Rico, Turner, 2002).

Озеро Танганьика

Наиболее понятна филогения сообщества цихлид озера Танганьика. Ее понимание – по крайней мере, в некоторой степени – облегчается самым большим возрастом озера и его видового сообщества, что приводит к более резко выраженным генетическим различиям (Sturmbauer, Meyer 1992; Salzburger et al., 2002a), а также к различиям в морфологии, экологии и поведении видов (Fryer, Iles, 1972; Greenwood, 1984b; Poll, 1986), делающим возможными филогенетические построения. Цихлиды озера Танганьика разделяются на 12 четких эко-морфологических триб (Poll, 1986), в то время как монофилетические близкородственные группы видов озер Виктория и Малави состоят из представителей только одной из этих триб, Haplochromini. Первые попытки реконструировать эволюцию групп видов с использованием аллозимных (allozyme) данных (Nishida, 1991) индентифицировали несколько древних линий, которые являются исходными для нерестящихся на субстрате Lamprologini и «H-линий», выводящих потомство во рту, что приводит к идее, что озеро Танганьика – эволюционный резервуар для старых линий африканских цихлид (Nishida, 1991). Последующие работы, основанные на последовательностях митохондриальной ДНК (см., напр., Sturmbauer, Meyer, 1992; Sturmbauer et al., 1994, 2003; Kocher et al., 1995; Salzburger et al., 2002a; Baric et al., 2003; Koblmuller et al., 2004) и на SINE инсерцию (см., напр., Takahashi et al., 1998), потрясающе совпадали – за исключением лишь горстки видов, относительно которых возникло предположение, что в данном случае нужен пересмотр других триб – с взаимной монофилией экоморфологически различных триб по Полу (Poll, 1986). В отличие от монофилетических гаплохромных групп видов региона озера Малави и озера Виктория, видовое сообщество озера Танганьика оказалось олигофилетическим, то есть, судя по всему, различные речные линии вошли в число обитателей озера после его формирования и эволюировали параллельно (Salzburger et al., 2002a). В то же время большинство анцестральных линий объединяют лишь горстку видов, нерес-

тящихся на субстрате Lamprologini (~100 видов) и вынашивающих потомство во рту Tanganyikan (~80 видов) [H-линия Nishida (1991), за исключением сравнительно многочисленных Eretmodini, похожих на бычков (см. рис. 3). Однако для сообщества цихлид озера Танганьика до сих пор нет полной филогении по ядерной ДНК.

КОНЦЕПЦИЯ БЛИЗКОРОДСТВЕННОЙ ГРУППЫ ВИДОВ В СВЕТЕ МОЛЕКУЛЯРНОГО ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Близкородственная группа видов (или видовой пучок – swarm) обычно трактуется как монофилетическое сообщество близкородственных видов, которые сосуществуют в одном и том же ареале (Greenwood, 1984a; Mayr, 1984). Именно Майр (1942) тесно связал две концепции: «взрывного» видообразования и близкородственной группы видов. Ихтиологи обычно признают три критерия для близкородственной группы видов и ее членов:

1. Географическая обособленность
2. Высокий уровень эндемичности
3. Близкое филогенетическое родство (Greenwood, 1984a)

Что касается большинства озерных близкородственных групп видов, обитание в озере само по себе походит на географическую обособленность. Граница одного озера не является обособлением для близкородственной группы видов в случае супергруппы региона озера Виктория, которая включает видовые сообщества озер Виктория, Альберт, Эдуард, Джордж, Кьога и Киву, а также нескольких маленьких озер этого региона (Greenwood, 1973, 1979, 1980; Verheyen et al., 2003). Однако что касается супергруппы видов озера Виктория, четкая географическая обособленность тоже очевидна, и включает в данном случае более чем один водоем, а также реки в той же степени, что и озера (Nagl et al., 2000; Seehausen et al., 2003; Verheyen et al., 2003). Следует заметить, что обратное заключение о том, что все виды цихлид в этих озерах принадлежат к супергруппе, неверно; в этих озерах есть еще несколько гаплохромных видов, таких как *Astatoreochromis alluaudi* и *Pseudocrenilabrus multiicolor* в озере Виктрия, *Haplochromis gracilior* в озере Киву и *Haplochromis spp.* в озере Эдуард/Джордж, которые не относятся к данной супергруппе (Nagl et al., 2000; Salzburger et al., 2002a; Verheyen et al., 2003). Кроме того, в водоемах этого ареала обнару-

жено несколько видов тиляпий (Fryer, Iles, 1972), которые являются довольно дальними родственниками хаплохромов и имеют, несомненно, восточноафриканское происхождение (Klett, Meyer, 2002).

Для видового сообщества озера Танганьика, или по крайней мере для нескольких его триб, критерий географической обособленности проблематичен, поскольку несколько линий, ведущих происхождение из Танганьики, вторично покинули озеро и их потомки сейчас рассредоточены по большей части африканского континента (Sturmbauer et al., 1994; Salzburger et al., 2002a, 2002b). Похоже, что предок близкородственных видовых групп региона озера Малави и озера Виктория также родом из Танганьики (Kocher et al., 1993; Salzburger et al., 2002a) (см. также Nishida, 1991; Takahashi et al., 2001b; Takahashi, Okada, 2002 в поддержку сестринской связи между Tropheini и хаплохромными представителями озер Виктория и Малави). Таким же образом в техническом смысле пропадает строгая географическая обособленность близкородственной группы видов, если – как подтвердилось благодаря исследованиям маркерных генов митохондриальной ДНК (Moran et al., 1994; Meyer et al., 1996b; Shaw et al., 2000) и AFLP-анализом (Seehausen et al., 2003) – речной вид *Astatotilapia calliptera*, нерестящийся в этом месте, не является самым анцестральным таксоном близкородственной группы видов. Таким образом, молекулярные филогенетические и филогеографические исследования показали, что по крайней мере у некоторых восточноафриканских озерных цихлид адаптивная радиация не была ограничена соответствующей озерной средой обитания.

Второй критерий для близкородственных видовых групп рыб – высокий уровень эндемичности (Greenwood, 1984a; Mayr, 1984), несомненно, выполняется у всех близкородственных видовых групп цихлид Восточной Африки, поскольку число эндемиков в различных сообществах озерных цихлид достигает почти 100%. Примечательно, что у близкородственных групп видов/сообществ озер Танганьика, Малави и Виктория нет ни одного общего вида цихлид (Fryer, Iles, 1972).

Подобным образом, третий критерий близкого филогенетического родства (Greenwood, 1984a; Mayr, 1984) верен для восточноафриканских видовых групп цихлид. Больше того, подтверждено, что две наиболее богатых видами видовые группы цихлид, из озера Малави и из озера Виктория, являются (почти) монофилетичес-

кими (см., напр., Meyer et al., 1990; Shaw et al., 2000; Verheyen et al., 2003). Озеро Танганьика, с другой стороны, представляет сообщество олигофилетического происхождения (Nishida, 1991; Kocher et al., 1995; Salzburger et al., 2002a), и часть его экоморфологического разнообразия действительно объясняется тем фактом, что несколько наиболее анцестральных линий, похоже, эволюционировали параллельно после образования озер. Например, виды озера Танганьика, нерестящиеся на субстрате Lamprologini и вынашивающие потомство во рту (Salzburger et al., 2002a), которые составляют около 90% озерных видов цихлид, эволюционировали параллельно. Вследствие их олигофилетичности, цихлид озера Танганьика следует рассматривать не как одну близкородственную группу видов, а скорее как несколько близкородственных видовых групп в одном озере. По данным молекулярной филогении (Nishida, 1991; Kocher et al., 1995; Salzburger et al., 2002a), Trematocarini (8 видов), Bathybatini (8 видов), Eretmodini (4 вида), Lamprologini (~100 видов) и вынашивающих потомство во рту цихлид озера Танганьика, которых можно даже считать подгруппой (~80 видов), следует считать независимыми или параллельными внутриозерными близкородственными группами видов (см. рис. 3). Судя по всему, все эти линии заселили озеро независимо и впоследствии дали [видовую] радиацию в озерной среде (Salzburger et al., 2002a), так что критерий близкого филогенетического родства, который мы, как и другие авторы (Kosswig, 1963; Greenwood, 1984a), рассматриваем как синоним монофилии, выполняется не полностью. То, что сообщество видов озера Танганьика состоит из нескольких близкородственных групп видов, уже подтверждал Коссвиг (Kosswig, 1963), который видел у *Lamprologini* независимую радиацию в сравнении с другими цихлидами в озере. Всю совокупность цихлид озера Танганьика следует поэтому рассматривать скорее как «сообщество», чем как «близкородственную видовую группу». Кроме того, в отношении хаплохромов, которые обитают в озере Виктория и являются частью супергруппы региона озера Виктория (Verheyen et al., 2003), термин «сообщество» будет лучше отражать тот факт, что это группа озерных цихлид с высоким уровнем смешения видов, которая включает также виды из соседних озер и рек.

ТРИ ОБЛАСТИ НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ

В своем обзоре 1984 г. Эрнст Майр главное место отвел трем основным областям неопределенности, которые в то время не давали возможности получить четкий ответ на вопросы, существует ли симпатрическая специализация у близкородственных групп видов в пресноводных озерах, и какова сравнительная значимость различных аллопатрических процессов в формировании этих групп. Он отметил неопределенность в том, что касалось возраста близкородственных групп видов, таксономического статуса видов и кладистических методов, по которым анализировались члены близкородственных групп видов (Mayr, 1984).

Достижения палеогеологии и палеолимнологии к настоящему времени углубили наше понимание эволюции восточноафриканской рифтовой системы и образования озер (см., напр., Cohen et al., 1993, 1997; Delvaux, 1995; Lezzar et al., 1996). Недавно в филогенетике, филогеографии и популяционной генетике были получены ещё более важные данные по «проблеме цихлид», которые касаются возраста, филогенетического статуса (моно- или олигофилетический) и происхождения линий, образовавших сообщества как трех больших озер, так и других водоемов Восточной Африки (Meyer et al., 1990; Kocher et al., 1993, 1995; Salzburger et al., 2002a; Seehausen et al., 2003; Verheyen et al., 2003).

Если о сроках эволюционных процессов у восточноафриканских цихлид имеется довольно много сведений (см. выше), то по поводу таксономического статуса большинства видов цихлид, линий и даже близкородственных видовых групп идут непрекращающиеся дебаты (см., напр., Snoeks et al., 1994; Turner et al., 2001; Genner et al., 2004). Таксономия цихлид Танганьика установлена сравнительно хорошо, во многом благодаря наличию морфологических признаков, которые отличают различные трибы и виды. Молекулярные филогенетические исследования в значительной степени подтверждают распределение по трибам, и имеются достаточно доказательные филогенетические гипотезы, показывающие взаимосвязь триб и соответствующих их членов (см., напр., Kocher et al., 1995; Takahashi et al., 1998; Salzburger et al., 2002a). Более того, сейчас возможно высказать предположение о сестринских связях между видами, благодаря использованию стандартных молекулярных методик (см., напр., Kocher et al., 1995; Salzburger et al., 2002a; Sturmbauer et al., 2003; Koblmuller et al., 2004). Также, в отличие

от близкородственных видовых групп озера Малави и региона озера Виктория (Moran, Kornfield, 1993; Verheyen et al., 2003; Salzburger et al., 2004; R.O. Abila et al., неопубл.), у видов линий в озере Танганьика (Sturmbauer et al., 2003) общие гаплоиты не наблюдались, если не считать результатов гибридизации (Riiber et al., 2001). В отношении близкородственных таксонов озера Малави, и, в особенности, сотен близкородственных видов сообщества цихлид озера Виктория, все еще остается таксономическая неопределенность. В случае цихлид озера Виктория из-за чрезвычайно быстрого темпа образования видов ни по морфологическим, ни по молекулярным данным до сих пор нельзя проделать обоснованный филогенетический анализ, позволивший бы вывести статистически достоверную связь между сестринскими видами или гипотезу о связи между различными родами. Однако есть указания и на то, что популяционная структура цихлид озера Виктория широко не изучалась (Rico et al., 2003).

Поскольку филогенетические выводы основывались на молекулярных данных, полученных на близкородственных друг другу видах цихлид озера Малави и, в особенности, озера Виктория, остается необходимость как-то расширить тип исходных данных и результатов анализов, которые до сих пор использовали для решения проблемы. К тому же до сих пор трудно установить достоверную филогению супергруппы озера Виктория, поскольку эти виды так молоды, а генетические различия так слабы. Показано, что последовательности митохондриальной ДНК являются надежными маркерами для реконструкции филогении большинства линий цихлид и более старых видовых сообществ (Meyer et al., 1990; Kocher et al., 1995; Shaw et al., 2000; Klett, Meyer, 2002; Salzburger et al., 2002a) и для выводов о филогеографии всех восточноафриканских цихлид (в этом случае общие гаплотипы между видами не представляют проблемы) (Sturmbauer, Meyer, 1992; Meyer et al., 1996a; Verheyen et al., 1996, 2003; Riiber et al., 2001; Baric et al., 2003; R.O. Abila et al., неопубл). Когда изучали включение в ядерный геном коротких нуклеотидных последовательностей, рассеянных по геному (SINEs), подтвердилась установленная ранее митохондриальная филогения (Takahashi et al., 1998, 2001a, 2001b; Takahashi, Okada, 2002). Но, поскольку включения SINE – редкие эволюционные события, они никогда не могут дать достаточно филогенетических доказательств для определения связи между наиболее близкородственными видами (группами). Данные о последовательности

митохондриальной ДНК также полезны для исследования параллельной эволюции определенных морфологических особенностей между видовыми сообществами озер Танганьика и Малави, а также внутри сообщества цихлид озера Танганьика (см., напр., Kocher et al., 1993; Riiber et al., 1999; Sturmbauer et al., 2003).

Для возможности сделать филогенетическое заключение по поводу близкородственных таксонов в более молодых сообществах, митохондриальные ДНК-маркеры, хотя и эволюируют в пять-десять раз быстрее по сравнению с ядерным геномом, эволюируют все же слишком медленно, что находит отражение в одинаковых гаплотипах у видов (Moran, Kornfield, 1993; Verheyen et al., 2003; R.O. Abila et al., неопубл.). Недавно Хей и др. (Hey et al., 2004) разработали метод, в котором используется информация, которую дают микросателитные повторы, и информация ядерного гаплотипа, которую дают фланкирующие последовательности у близкородственных видов mbuna озера Малави. Альбертсон и др. (Albertson et al., 1999) использовали новый подход для решения проблемы постоянства анцестрального полиморфизма у близкородственных цихлид mbuna озера Малави, проанализировав более чем тысячу полиморфных маркеров, извлеченных из ДНК методом «фингерпринтинга» (AFLP). Этот метод использовали затем и другие (Allender et al., 2003; Seehausen et al., 2003). Например, Аллендер с соавторами (Allender et al., 2003) сумели показать, что у цихлид mbuna озера Малави одинаковые типы брачной окраски появлялись неоднократно в нескольких линиях. Однако к настоящему времени AFLP-метод применяли для изучения лишь нескольких таксонов; сравнение результатов исследований, сделанных в разных лабораториях, при использовании этой техники также проблематично. Тем не менее, применение тысяч полиморфных маркеров, распределенных по всему геному, таких как AFLPs, или анализ сотен однонуклеотидных полиморфизмов (SNPs single nucleotide polymorphisms), потенциально может значительно углубить наше понимание филетических связей множества близкородственных видов цихлид. Такой тип данных может быть необходим для анализа/определения степени родства, а также для исследований механизмов видообразования.

НЕОДНОКРАТНАЯ КОЛОНИЗАЦИЯ, СЛИЯНИЕ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ГРУПП ВИДОВ ИЛИ ВНУТРИОЗЕРНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ?

Молекулярные филогенетические и филогеографические исследования четко показывают, что неоднократная колонизация озер речными видами (Mayr, 1984) является незначительным для видового богатства фактором, поскольку большинство богатых видами групп – таких как в регионах озера Малави и озера Виктория – были основаны каждая одной-единственной линией хаплохромных предков (Meyer et al., 1990; Kocher et al., 1993; Moran et al., 1994; Nagl et al., 2000; Shaw et al., 2000; Seehausen et al., 2003; Verheyen et al., 2003). Что касается цихлид озера Танганьика (Nishida, 1991; Kocher et al., 1995; Salzburger et al., 2002a), у них несколько независимых близкородственных групп видов образовались из малого числа предковых линий, составлявших сообщество (см. выше), и несколько линий покинули озеро вторично (Sturmbauer et al., 1994; Salzburger et al., 2002a). Однако возраст параллельных внутриозерных групп видов озера Танганьика, где все эволюционные ветви появились после образования озер (Sturmbauer et al., 1994; Salzburger et al., 2002a), подтверждает, что разнообразие внутри параллельных видовых групп озера Танганьика сформировалось почти всецело благодаря внутриозерному видообразованию.

Супергруппу видов озера Виктория можно рассматривать как смешение независимых видовых групп озер Виктория, Альберт, Эдуард, Джордж, Кьога и Киву, так как все они образовались от одной предковой линии Хаплохромин (*Haplochromini*). Более того, недавно было высказано предположение, что 500 или около того видов главного озера (озера Виктория) являются дифилетическими (Verheyen et al., 2003). По всей видимости, это говорит о том, что уникальное видовое богатство в этом озере или во всей супергруппе может объясняться объединением нескольких независимых близкородственных видовых групп. Однако вторая линия цихлид, заселившая озеро Виктория, к настоящему времени представлена лишь скалистыми видами, так что основная линия объединяет около 500 видов, которые скорее всего возникли в самом озере за последние 100 000 лет (Fryer, 1997, 2001, 2004; Nagl et al., 2000; Verheyen et al., 2003). Молекулярные данные подтверждают, что внутриозерное видообразование – доминирующий способ увеличения числа видов во всех близкородственных видовых

группах восточноафриканских озерных цихлид (Meyer et al., 1990; Kocher et al., 1993; Meyer, 1993; Stiassny, Meyer, 1999; Salzburger et al., 2002a).

АЛЛОПАТРИЧЕСКОЕ ВНУТРИОЗЕРНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Термин «внутриозерное видообразование» означает лишь то, что видообразование происходило внутри границ соответствующих озер и что ни многократная колонизация, ни смешение независимых видовых групп не ответственны за наблюдаемое видовое богатство. Важно, что внутриозерное видообразование не определяет, какой именно механизм видообразования задействован. Майр (1984) говорил о трех возможных путях, по которым могло идти аллопатрическое внутриозерное видообразование.

1. ***Значительные флуктуации уровня озера*** могли быть фактором, который «в определенной степени позволил бы идти аллопатрическому видообразованию внутри озера» (Mayr, 1984). Большие изменения в уровне озера в результате водопадов, испарения, и/или тектонической активности известны во всех восточноафриканских озерах (Beadle, 1974; Scholz, Rosendahl, 1988; Cohen et al., 1993, 1997; Delvaux, 1995; Johnson et al., 1996; Lezzar et al., 1996; Nicholson, 1999). Такие флуктуации объясняются как важные внешние модуляторы, стимулирующие видообразование внутри групп близкородственных видов во всех африканских озерах (Rossiter, 1995; Riiber et al., 1998; Sturmbauer, 1998; Kornfield, Smith, 2000; Sturmbauer et al., 2001). Несколько исследований подтверждают ту точку зрения, что флуктуации уровня озера могут влиять на генетическую дивергенцию восточноафриканских озерных цихлид и стимулировать аллопатрическое видообразование (Owen et al., 1990; Riiber et al., 1998; Danley et al., 2000; Sturmbauer et al., 2001, 2003; Baric et al., 2003).

Аллопатрическое видообразование, по Майру (1984), могло быть возможно и в случае, если бассейн озера не разделялся на суббассейны. Он объяснял это тем, что точечное распределение многих видов цихлид поддерживало бы внутриозерное аллопатрическое видообразование, и указывал на то, что почти ни один из видов цихлид восточноафриканских Великих озер не имеет широкого распространения по озеру, и что они обычно встречают-

ся лишь в одной, зачастую небольшой, части озера. Надо сказать, что филогеография (phylogeography), то есть комбинация биогеографии и филогенетических/популяционно-генетических данных (Avise et al., 1987), недавно дала возможность не только картировать географическое распределение морфологически распознаваемых таксонов, но также исследовать биогеографию генетических линий вдоль береговой линии озер. Например, у скалистых цихлид Танганьики митохондриальные линии показывают тенденцию иметь ограниченные паттерны распространения, и лишь несколько линий широкое распространены в озере (Meyer et al., 1996a; Verheyen et al., 1996; Sturmbauer et al., 1997; Rüber et al., 1998, 2001; Taylor et al., 2001; Baric et al., 2003), что согласуется с замечанием Майра (1984). Виды группы мбуна озера Малави, похоже, имеют даже больше чётко очерченных областей обитания [fine-grained ranges], чем обитатели скалистых областей Танганьики (Konings, 1990); оба сообщества известны своей порой исключительной филопатрией (см., например, van Oppen et al., 1997; Arnegard et al., 1999; Rüber et al., 2001; Rico Turner, 2002).

2. Майр (1984) подчеркивал важность для аллопатрического внутриозерного видообразования неравномерного распределения местообитаний, возникшего из-за чередования скалистых, песчаных и илистых местообитаний в Великих озерах. Уже подтверждалось, что островковые свойства этих местообитаний в сочетании со специализацией цихлид к определенным типам местообитания являются важным фактором внутриозерного видообразования (Brooks, 1950; Mayr, 1963; Fryer, Iles, 1972); фрагментарное распределение в восточноафриканских Великих Озерах многих литоральных видов цихлид, а в особенности скалистых видов, очевидным образом подтверждает эту гипотезу. Кроме того, наблюдение, что размер озера – но не возраст, как также было показано Майром (1942), – позитивно коррелирует с числом видов в сообществе озерных цихлид (рис. 4), говорит о том, что большее число экологически благоприятных возможностей и/или более высокий потенциал пространственного разделения в более крупном озере может быть важным фактором, способствующим микроаллопатрическому внутриозерному видообразованию (см. также Barluenga, Meyer, 2004).

Молекулярная экологическая работа подтвердила несомненную важность неоднородности субстрата или глубоководных мест обитания в качестве барьера для дрейфа генов. Исследования цих-

лид mbuna озера Малави (Reinthal, Meyer, 1997; van Oppen et al., 1997; Arnegard et al., 1999; Markert et al., 1999; Danley et al., 2000; Rico, Turner, 2002) показали, что популяции иногда бывают чрезвычайно маленькими, а сестринские виды часто разделены лишь несколькими сотнями метров береговой линии. С другой стороны, структурирования популяции пелагических цихлид озера Малави не наблюдалось, и есть подтверждения, что они могут формировать широко распространенные по озеру панмиктические популяции (Shaw et al., 2000). Донные виды цихлид в озере Малави, видовое разнообразие которых, возможно, столь же богато, как и у скалистых мбуна, также, судя по всему, демонстрируют

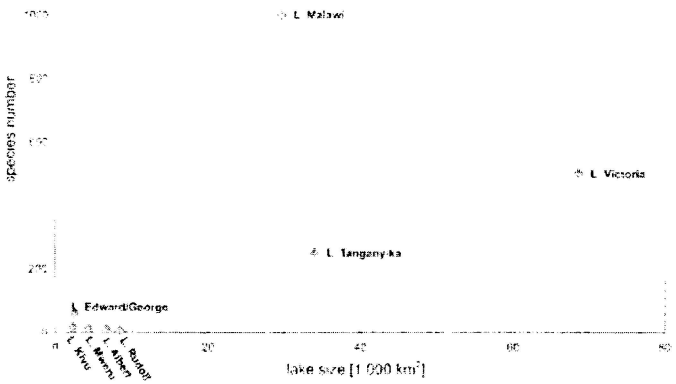


Рис. 4. *Размер, но не возраст озер, грубо коррелирует с числом видов эндемичных цихлид (Mayr, 1942). Это дает возможность предположить, что появляющееся благодаря большему размеру озера большее число экологических ниш и/или более высокий потенциал частичной сегрегации из-за большей прерывистости береговой линии способствуют внутриозерному аллопатрическому видообразованию (см. также Barluenga, Meyer, 2004). Озеро Малави является своего рода исключением, поскольку число видов в нем в четыре раза больше, чем в таком же по размеру озере Танганьика. Это в какой-то мере может объясняться различной таксономической трактовкой его таксонов. Однако возможно, что адаптивная радиация в озере Малави находится на другой стадии, нежели в озере Танганьика, и что видовое сообщество озера Танганьика когда-то в прошлом было более богато видами.*

низкие уровни структурирования популяции (Taylor, Verheyen, 2001).

Э. Майр (1984) также доказывал, что изоляция нерестилищ – важный фактор аллопатрического внутриозерного видообразования. По его мнению, «изолирующие механизмы являются благоприобретенными во время пространственной изоляции как побочный продукт генетических изменений в изолированной популяции» (Mayr, 1984). Он не соглашался с концепцией Добжанского (Dobzhansky, 1937) о том, что неполноценность гибридов – причина прекращения изолирующих механизмов при вторичной симпатрии, и утверждал, что почти полное отсутствие гибридов в сообществах цихлид озер Восточной Африки подтвердило бы его точку зрения.

Взгляды как Майра, так и Добжанского использовались для объяснения эволюции изолирующих механизмов у восточноафриканских озерных цихлид (см, напр., Fryer, Iles, 1972; Deutsch, 1997; Seehausen, van Alphen, 1999; Kornfield, Smith, 2000). Однако чрезвычайная скорость образования видов у цихлид Восточной Африки затрудняет выяснение того, какие именно изолирующие механизмы были тут задействованы в первую очередь и, возможно, впоследствии. К тому же возможная роль гибридизации в эволюции близкородственных групп видов цихлид является довольно спорной [предполагаемое отсутствие гибридизации использовалось Майром (1984) как аргумент]. Гибридизация наблюдалась в условиях пониженного уровня прозрачности воды (Seehausen et al., 1997) или после перемещения рыб (Stauffer, Bowers, 1996). Недавние молекулярные исследования показали, что между отдельными видами встречались случаи гибридизации (Rüber et al., 2001; Salzburger et al., 2002a; Smith et al., 2003). Тем не менее, частота встречаемости случаев гибридизации у цихлид не изучалась достаточно детально, чтобы сделать заключение о том, представляет ли гибридизация редкое и исключительное, или же сравнительно обычное явление в сообществах видов цихлид.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ПОЛОВОЙ ОТБОР

Эрнст Майр (1984) постулировал, что «недавно было обнаружено, что возможные факторы, запускающие изоляционный механизм, кроются в половом отборе», и ссылался в том же компендиуме на Домини (Dominey, 1984), который был первым,

кто обсудил модель полового отбора по Р. Фишеру в приложении к цихлидовым рыбам. Половой отбор путем выбора самкой раскраски самца (брачной) сейчас рассматривается как важный фактор в эволюции цихлид (см., напр., Meyer, 1993; Turner, Burrows, 1995; Deutsch, 1997; Seehausen, van Alphen, 1999; Kornfield, Smith, 2000; Allender et al., 2003). Ассортативное спаривание (assortative mating) также считается возможным механизмом, которым может идти симпатрическое видообразование (Turner Burrows, 1995; Seehausen, van Alphen, 1999; Wilson et al., 2000; Schliewen et al., 2001; Allender et al., 2003; Barluenga, Meyer, 2004), особенно после того, как моделирование предсказало, что симпатрическое видообразование является теоретическим последствием такой ситуации (Dieckmann, Doebeli, 1999; Higashi et al., 1999; Kondrashov, Kondrashov, 1999; Gavrilets,Waxman, 2002).

Майр (1984), с другой стороны, утверждал, что половой отбор работает в маленьких популяциях, например в пространственно изолированных «кластерах спаривания», и обозначал этот процесс как «микроаллопатрию». С его точки зрения, первые дивергирующие свойства видов были бы связаны с ухаживанием, например с поведением и/или признаками окраски. Пищевые характеристики, связанные с экологическими различиями в добывании пищи, дивергировали бы во вторую очередь, в особенности в том случае, если симпатрия восстановилась бы как форма характерного смещения признаков после вторичного контакта (Mayr, 1984). Эмпирические наблюдения показывают, что сиблинговые виды цихлид демонстрируют тенденцию различий скорее по окраске, чем по питанию, что поддерживает эту гипотезу (Deutsch, 1997; Reinthal, Meyer, 1997; Seehausen, van Alphen, 1999). Недавние молекулярные исследования симпатрического видообразования у полиморфных в цветовом и трофическом отношении видов цихлид озера Никарагуанского кратера (Wilson et al., 2000; Barluenga, Meyer, 2004) также обнаружили более резко выраженную разницу по окраске, но не по морфологии глоточной фарингальной челюсти (признака, характеризующего трофические различия – см. Meyer, 1989, 1990a, 1990b). Сам Майр рассматривает пример цихлид (напр., Mayr, 2001 p. 100) как наиболее убедительный пример симпатрического видообразования (E. Mayr, личное сообщение).

Если, однако, рассматривать сообщества цихлид во всех ареалах озера, то выглядит более вероятным, что вначале экологичес-

кие факторы приводят к пространственному разделению на более глубоководные и более мелководные линии (Danley, Kocher, 2001). Дэнли и Кохер (2001) представили трехстадийную модель эволюции видов цихлид в озере Малави, в которой первая стадия характеризуется созданием макробиотических клад (см. также Streelman et al., 2003b). Второй стадией будет трофическая специализация внутри линии, связанная с изменениями в трофической морфологии (Liem, 1973, 1980), тогда как третья стадия, приводящая к самым важным циклам увеличения числа видов, будет связана с репродуктивными признаками, и особенно с окраской (Danley, Kocher, 2001; Streelman, Danley, 2003).

Ситуация в озере Танганьика чем-то похожа в том отношении, что большая часть предковых линий занимала прибрежные или же глубоководные местообитания (Salzburger et al., 2002a); эти линии также сравнительно бедны видами (Poll, 1986). К тому же трибы, которые соединяются с вынашивающими потомство во рту *Tanganyakan*, похоже, в первую очередь показывают специализацию к определенным местообитаниям в озере (Salzburger et al., 2002a), которые могут быть вторичным образом полностью изменены (Koblmüller et al., 2004). В рамках этих триб более поздняя радиация и процессы видообразования, видимо, связаны также с различиями морфологических признаков, имеющих отношение к питанию (trophic morphology) см., напр., Sturmbauer et al., 2003), в то время как цветовые различия обнаруживаются внутри совокупности близкородственных видов, например *Cyprichromini* и *Tropheini*. Но, в отличие от озера Малави, различные цветовые морфы обычно не рассматриваются как отдельные виды (Poll, 1986; Snoeks et al., 1994; Genner et al., 2004).

Очевидно, что несмотря на сравнительно большой возраст семейства Cichlidae, большее число видов в настоящее время характерно не для древних линий; напротив, на удивление диверсивицированными обычно являются сравнительно молодые линии (см. Meyer et al., 1990, 1994; Verheyen et al., 2003). Древние линии видов также показывают тенденцию жить в открытой воде и глубоководных участках озер. Следовательно, возможно, что более древние близкородственные группы видов цихлид (в особенности группы озера Танганьика) вначале были более богаты видами, но в ходе эволюции число видов в них сократилось (Meyer, 1993; Schluter, 2000; Salzburger et al., 2002a; Streelman, Danley, 2003). Чтобы проверить это предположение, нужно определить, характерна

ли для более старых линий, по сравнению с молодыми, видовая бедность вследствие вымирания. Существуют сравнительные методические подходы (Nee, et al., 1994; Harvey, Rambaut, 2000; Pybus, Harvey, 2000), использующие молекулярную филогению, по которым это можно определить. Однако без ископаемых остатков может быть трудным для понимания, были ли эти древние линии более богаты видами (и, возможно, более ярко окрашены), и насколько много видов вымерло (возможно, из-за конкуренции с более приспособленными молодыми линиями), или же эти более древние линии никогда не были особенно успешны в том, что касалось образования новых видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Двадцать лет назад Эрнст Майр высказал мнение, что поразительный эволюционный успех цихлид может требовать специальных объяснений. «Таким образом, очевидно, что в истории жизни и, возможно, в геноме определенного таксона должны быть определенные аспекты, которые позволили им быстро образовывать новые виды в условиях озер» (Mayr, 1984). На нынешнем этапе развития геномики молекулярные данные, собранные по «проблеме цихлид», становятся все более сложными и обещают дать широкое поле для размышлений, благодаря которым однажды, раньше или позже, появится возможность ответить на вопрос, влияют ли некоторые специальные молекулярные эволюционные механизмы на геном цихлид, что может по крайней мере частично объяснять их эволюционный успех в сравнении с другими семействами рыб, которые тоже живут в озерах Восточной Африки. Разработаны некоторые способы изучения генома, такие как генетические карты, сДНК и ВАСбиблиотеки (BAC-libraries), и сДНК-микроматрицы (microarrays), и это, несомненно, шаг вперед на пути изучения генома цихлид (Kocher et al., 2004; Kocher ,2004). Кроме того, в числе подходов к решению проблемы появились исследования QTL (локусов полигенных признаков) (Albertson et al., 2003; Streelman et al., 2003a), и этот новый метод используется все в большем количестве работ. Этот совершенно новый подход, совершенно немыслимый еще 20 лет назад, обещает открыть некоторые секреты цихлид, которые они еще хранят, будучи модельной системой бурной биологической диверсификации и взрывного видообразования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Albertson, R. C.; Markert, J. A.; Danley, P. D.; Kocher, T. D. Phylogeny of a rapidly evolving clade: the cichlid fishes of Lake Malawi, East Africa // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1999, vol. 96, p. 5107–5110.

Albertson, R. C.; Streelman, J. T.; Kocher, T. D. Directional selection has shaped the oral jaws of Lake Malawi cichlid fishes // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2003, vol. 100, p. 5252–5257.

Allender, C. J.; Seehausen, O.; Knight, M.E.; Turner, G.F.; Maclean, N. Divergent selection during speciation of Lake Malawi cichlid fishes inferred from parallel radiations in nuptial coloration // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2003, vol. 100, p. 14074–14079.

Arnegard, M. E.; Markert, J. A.; Danley, P. D.; Stauffer, J. R.; Ambali, A. J.; Kocher, T. D. Population structure and colour variation of the cichlid fish Labeotropheus fuelleborni Ahl along a recently formed archipelago of rocky habitat patches in southern Lake Malawi // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 1999, vol. 266, p. 119–130.

Avise, J. C.; Arnold, J.; Ball, R. M.; Bermingham, E.; Lamb, T.; Neigel, J. E.; Reeb, C. A.; Saunders, N. C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., 1987, vol. 18, p. 459–522.

Baric, S.; Salzburger, W.; Sturmbauer, C. Phylogeography and evolution of the Tanganyikan cichlid genus *Tropheus* based upon mitochondrial DNA sequences // J. Mol. Evol., 2003, vol. 56, p. 54–68.

Barlow, G. W. The cichlid fishes: Nature's grand experiment in evolution. Cambridge, Mass.: Perseus, 2000.

Barluenga, M.; Meyer, A. The Midas cichlid species complex: incipient sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fishes. Mol. Ecol., 2004, vol. 13, p. 2061–2076.

Beadle, L. The Inland waters of tropical Africa. London: Longman, 1974.

Booton, G. C.; Kaufman, L.; Chandler, M.; Oguto-Ohwayo, R.; Duan, W.; Fuerst, P. A. Evolution of the ribosomal RNA internal transcribed spacer one (ITS-1) in cichlid fishes of the Lake Victoria region // Mol. Phylogenet. Evol., 1999, vol. 11, p. 273–282.

Boulenger, G. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History). London: British Museum for Natural History, 1898.

Brooks, J. L. Speciation in ancient lakes // Q. Rev. Biol., 1950, vol. 25, p. 30–176.

Cohen, A. S.; Soreghan, M.; Scholz, C. A. Estimating the age of formation of lakes: an example from Lake Tanganyika, East African Rift system // Geology, 1993, vol. 21, p. 511–514.

Cohen, A. S.; Lezzar, K. E.; Tiercelin, J. J.; Soreghan, M. New paleogeographic and lake-level reconstructions of Lake Tanganyika: implications for tectonic, climatic and biological evolution in a rift lake // Basin Res., 1997, vol. 7, p. 107–132.

Coulter, G. W. Lake Tanganyika and its life. Oxford: Oxford University Press, 1991.

Danley, P. D.; Kocher, T. D. Speciation in rapidly diverging systems: lessons from Lake Malawi // Mol. Ecol., 2001, vol. 10, p. 1075–1086.

Danley, P. D.; Markert, J. A.; Arnegard, M. E.; Kocher, T. D. Divergence with gene flow in the rock-dwelling cichlids of Lake Malawi // Evolution, 2000, vol. 54, p. 1725–1737.

Delvaux, D. Age of Lake Malawi (Nyasa) and water level fluctuations // Mus. R. Afr. Cent., Tervuren (Belg.), Dept. Geol. Mineral. Rapp. Annu., 1995–1996, p. 99–108.

Deutsch, J. C. Colour diversification in Malawi cichlids: evidence for adaptation, reinforcement or sexual selection? // Biol. J. Linn. Soc., 1997, vol. 62, p. 1–14.

Dieckmann, U.; Doebeli, M. On the origin of species by sympatric speciation // Nature, 1999, vol. 400, p. 354–357.

Dobzhansky, T. Genetics and the origin of species. New York: Columbia University Press, 1937.

Dominey, W. J. Effects of sexual selection and life history on speciation: species flocks in African cichlids and Hawaiian Drosophila // Echelle, A. A.; Kornfield, I. (eds.) Evolution of fish species flocks. Orono, Me.: University of Maine at Orono Press, 1984, p. 231–250.

Echelle, A. A.; Kornfield, I. (eds.) Evolution of fish species flocks. Orono, Me.: University of Maine at Orono Press, 1984.

Farias, I. P.; Orti, G.; Meyer, A. Total evidence: molecules, morphology, and the phylogenetics of cichlid fishes // J. Exp. Zool., 2000, vol. 288, p. 76–92.

Farias, I. P.; Orti, G.; Sampaio, I.; Schneider, H.; Meyer, A. The cytochrome b gene as a phylogenetic marker: the limits of resolution for analyzing relationships among cichlid fishes // J. Mol. Evol., 2001, vol. 53, p. 89–103.

Fryer, G. Biological implications of a suggested Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria. Hydrobiologia, 1997, vol. 354, p. 177–182.

Fryer, G. On the age and origin of the species flock of haplochromine cichlid fishes of Lake Victoria // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 2001, vol. 268, p. 1147–1152.

Fryer, G. Speciation rates in lakes and the enigma of Lake Victoria // Hydrobiologia, 2004, vol. 519, p. 167–183.

Fryer, G.; Iles, T. D. The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa: their biology and evolution. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1972.

Gavrilets, S.; Waxman, D. Sympatric speciation by sexual conflict // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2002, vol. 99, p. 10533–10538.

Genner, M. J.; Seehausen, O.; Cleary, D. F. R.; Knight, M. E.; Michel, E.; Turner, G. F. How does the taxonomic status of allopatric populations influence species richness within African cichlid fish assemblages? // J. Biogeogr., 2004, vol. 31, p. 93–102.

Goodwin, N. B.; Balshine-Earn, S.; Reynolds, J. D. Evolutionary transitions in parental care in cichlid fish // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 1998, vol. 265, p. 2265–2272.

Greenwood, P. H. Morphology, endemism and speciation in African cichlid fishes // Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1973, Bd. 66, S. 115–124.

Greenwood, P. H. Towards a phyletic classification of the 'genus' *Haplochromis* (Pisces, Cichlidae) and related taxa // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool., 1979, vol. 35, p. 265–322.

Greenwood, P. H. Towards a phyletic classification of the 'genus' *Haplochromis* (Pisces, Cichlidae) and related taxa. Part 2 // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool., 1980, vol. 39, p. 1–99.

Greenwood, P. H. What is a species flock // Echelle, A. A.; Kornfield, I. (eds.) Evolution of fish species flocks. Orono, Me.: University of Maine at Orono Press, 1984, p. 13–20.

Greenwood, P. H. African cichlids and evolutionary theories // Echelle, A. A.; Kornfield, I. (eds.) Evolution of fish species flocks. Orono, Me.: University of Maine at Orono Press, 1984b, p. 141–155.

Harvey, P. H.; Rambaut, A. Comparative analyses for adaptive radiations // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 2000, vol. 355, p. 1599–1605.

Hey, J.; Won, Y.-J.; Sivasundar, A.; Nielsen, R.; Markert, J. A. Using nuclear haplotypes with microsatellites to study gene flow between recently separated cichlid species // Mol. Ecol., 2004, vol. 13, p. 909–919.

Higashi, M.; Takimoto, G.; Yamamura, N. Sympatric speciation by sexual selection // Nature, 1999, vol. 402, p. 523–526.

Johnson, T. C.; Ng'ang'a, P. Reflections on a rift lake // Katz, B. J. (ed.) Lacustrine basin exploration: case studies and modern analogs.

American Association of Petroleum Geologists, Memoir 50. Tulsa, 1990, p. 113–135.

Johnson, T. C.; Scholz, C. A.; Talbot, M. R.; Kelts, K.; Ricketts, R. D.; Ngobi, G.; Beuning, K.; Ssemmanda, I. I.; McGill, J. W. Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes // Science, 1996, vol. 273, p. 1091–1093.

Klett, V.; Meyer, A. What, if anything, is a tilapia? Mito-chondrial ND2 phylogeny of tilapiines and the evolution of parental care systems in the African cichlid fishes // Mol. Biol. Evol., 2002, vol. 19, p. 865–883.

Knight, M. E.; Turner, G. F.; Rico, C.; Oppen, M. J. van; Hewitt, G. M. Microsatellite paternity analysis on captive Lake Malawi cichlids supports reproductive isolation by direct mate choice // Mol. Ecol., 1998, vol. 7, p. 1605–1610.

Koblmuller, S.; Salzburger, W.; Sturmbauer, C. Evolutionary relationships in the sand-dwelling cichlid lineage of lake Tanganyika suggest multiple colonization of rocky habitats and convergent origin of biparental mouthbrooding // J. Mol. Evol., 2004, vol. 58, p. 79–96.

Kocher, T. D. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model // Nature Rev. Genet., 2004, vol. 5, p. 288–298.

Kocher, T. D.; Conroy, J. A.; McKaye, K. R.; Stauffer, J. R. Similar morphologies of cichlid fish in lakes Tanganyika and Malawi are due to convergence // Mol. Phylogenet. Evol., 1993, vol. 2, p. 158–165.

Kocher, T. D.; Conroy, J. A.; McKaye, K. R.; Stauffer, J. R.; Lockwood, S. F. Evolution of NADH dehydrogenase subunit 2 in East African cichlid fish // Mol. Phylogenet. Evol., 1995, vol. 4, p. 420–432.

Kocher, T. D.; Fernald, R.; Hofmann, H.; Meyer, A.; Okada, N.; Penman, D. J.; Seehausen, O. Genome sequence of a cichlid fish: the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). Proposal submitted to the JGI Community Sequencing Program by the Cichlid Genome Consortium, 2004. [see http://www.hcgs.unh.edu/cichlid/, http://www.jgi.doe.gov/]

Kondrashov, A. S.; Kondrashov, F. A. Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation // Nature, 1999, vol. 400, p. 351–354.

Konings, A. Cichlids and all other fishes of Lake Malawi. Neptune City, NJ: THF, 1990.

Kornfield, I.; Smith, P. F. African cichlid fishes: model systems for evolutionary biology // Annu. Rev. Ecol. Syst., 2000, vol. 31, p. 163–196.

Kosswig, C. Selective mating as a factor speciation in cichlid fish of East African lakes // Nature, 1947, vol. 159, p. 604.

Kosswig, C. Ways of speciation in cichlids // Copeia, 1963, p. 238–244.

Lezzar, K. E.; Tiercelin, J. J.; De Batist, M.; Cohen, A. S.; Bandora, T.; Van Regensbergen, P.; Le Turdu, C.; Mifundu, W.; Klerkx, J. New seismic stratigraphy and Late Tertiary history of the North Tanganyika Basin, East African Rift system, deduced from multichannel and high-resolution reflection seismic data and piston core evidence // Basin Res., 1996, vol. 8, p. 1–28.

Liem, K. F. Evolutionary strategies and morphological innovations: cichlid pharyngeal jaws. Syst. Zool., 1973, vol. 22, p. 425–441.

Liem, K. F. Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes // Am. Zool., 1980, vol. 20, p. 295–314.

Markert, J. A.; Arnegard, M. E.; Danley, P. D.; Kocher, T. D. Biogeography and population genetics of the Lake Malawi cichlid *Melanochromis auratus*: habitat transience, philopatry and speciation // Mol. Ecol., 1999, vol. 8, p. 1013–1026.

Mayr, E. Systematics and the origin of species. New York: Columbia University Press, 1942.

Mayr, E. Ecological factors in speciation // Evolution, 1947, vol. 1, p. 263–288.

Mayr, E. Animal species and evolution. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1963.

Mayr, E. Evolution of fish species flocks: a commentary // Echelle, A. A.; Kornfield, I. (eds.) Evolution of fish species flocks. Orono, Me.: University of Maine at Orono Press, 1984, p. 3–12.

Mayr, E. What evolution is. New York: Basic books, 2001.

Mayr, E.; Brock, W. J. Classifications and other ordering systems // J. Zool. Syst. Evol. Res., 2002, vol. 40, p. 169–194.

Meyer, A. Costs and benefits of morphological specialization: feeding performance in the trophically polymorphic Neotropical cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum* // Oecologia, 1989, vol. 80, p. 431–136.

Meyer, A. Ecological and evolutionary aspects of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum* (Pisces: Cichlidae) // Biol. J. Linn. Soc., 1990a, vol. 39, p. 279–299.

Meyer, A. Morphometrics and allometry of the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*: alternative adaptations and ontogenetic changes in shape // J. Zool., 1990b, vol. 221, p. 237–260.

Meyer, A. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African cichlids // Trends Ecol. Evol., 1993, vol. 8, p. 279–284.

Meyer, A.; Kocher, T. D.; Basasibwaki, P.; Wilson, A. C. Mono-phyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences // Nature, 1990, vol. 347, p. 550–553.

Meyer, A.; Montero, C.; Spreinat, A. Evolutionary history of the cichlid fish species flocks of the East African great lakes inferred from molecular phylogenetic data // Adv. Limnol., 1994, vol. 44, p. 409–425.

Meyer, A.; Knowles, L. L.; Verheyen, E. Widespread geographical distribution of mitochondrial haplotypes in rock-dwelling cichlid fishes from Lake Tanganyika // Mol. Ecol., 1996a, vol. 5, p. 341–350.

Meyer, A.; Montero, C. M.; Spreinat, A. Molecular phylogenetic inferences about the evolutionary history of the East African cichlid fish radiations // Johnson, T. C.; Odada, E. O. (eds.) Limnology, climatology and paleoclimatology of the East African lakes. Toronto: Gordon and Breach Scientific, 1996b, p. 303–323.

Moran, P.; Kornfield, I. Retention of an ancestral polymorphism in the Mbuna species flock (Teleostei: Cichlidae) of Lake Malawi // Mol. Biol. Evol., 1993, vol. 10, p. 1015–1029.

Moran, P.; Kornfield, I.; Reinhal, P. N. Molecular systematics and radiation of the haplochromine cichlids (Teleostei: Perciformes) of Lake Malawi // Copeia, 1994, vol. 2, p. 274–288.

Nagl, S.; Tichy, H.; Mayer, W. E.; Takahata, N.; Klein, J. Persistence of neutral polymorphisms in Lake Victoria cichlid fish // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1998, vol. 95, p. 14238–14243.

Nagl, S.; Tichy, H.; Mayer, W. E.; Takezaki, N.; Takahata, N.; Klein, J. The origin and age of haplochromine fishes in Lake Victoria, East Africa // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 2000, vol. 267, p. 1049–1061.

Nee, S.; Holmes, E. C.; May, R. M.; Harvey, P. H. Extinction rates can be estimated from molecular phylogenies // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 1994, vol. 344, p. 77–82.

Nicholson, S. E. Historical and modern fluctuations of Lakes Tanganyika and Rukwa and their relationships to rainfall variability // Climatic Change, 1999, vol. 41, p. 53–71.

Nishida, M. Lake Tanganyika as an evolutionary reservoir of old lineages of East African cichlid fishes: inferences from allozyme data // Experientia, 1991, vol. 47, p. 974–979.

Oppen, M. J. van; Turner, G. F.; Rico, C.; Deutsch, J. C.; Ibrahim, K. M.; Robinson, R. L.; Hewitt, G. M. Unusually fine-scale genetic structuring found in rapidly speciating Malawi cichlid fishes // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 1997, vol. 264, p. 1803–1812.

Oppen, M. J. van; Turner, G. F.; Rico, C.; Robinson, R. L.; Deutsch, J. C.; Genner, M. J.; Hewitt, G. M. Assortative mating among rock-dwelling cichlid fishes supports high estimates of species richness from Lake Malawi // Mol. Ecol., 1998, vol. 7, p. 991–1001.

Owen, R. B.; Crossley, R.; Johnson, T. C.; Tweddle, D.; Kornfield, I.; Davison, S.; Eccles, D. H.; Engstrom, D. E. Major low levels of Lake Malawi and implications for evolution rates in cichlid fishes // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 1990, vol. 240, p. 519–553.

Poll, M. Classification des Cichlidae du lac Tanganika: tribus, genres et especes // Mémoires de la Classe des Sciences, Academie Royale de Belgique, Brussels, 1986, t. 45, fascicule 2, p. 1–163.

Pybus, O. G.; Harvey, P. H. Testing macro-evolutionary models using incomplete molecular phylogenies // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 2000, vol. 267, p. 2267–2272.

Reinthal, P. N.; Meyer, A. Molecular phylogenetic tests of speciation models in Lake Malawi cichlid fishes // Givinish, T. J.; Sytsma, K. J. (eds.) Evolution and adaptive radiations. Cambridge: Cambridge University Press, 1997, p. 189–224.

Rensch, B. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem // Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1933, S. 19–83.

Rico, C.; Turner, G. F. Extreme microallopatric divergence in a cichlid species from Lake Malawi // Mol. Ecol., 2002, vol. 11, p. 1585–1590.

Rico, C.; Bouteillon, P.; Oppen, M. J. van; Knight, M. E.; Hewitt, G. M.; Turner, G. F. No evidence for parallel sympatric speciation in cichlid species of the genus *Pseudotropheus* from northwestern Lake Malawi // J. Evol. Biol., 2003, vol. 16, p. 37–46.

Rossiter, A. The cichlid fish assemblages of Lake Tanganyika: ecology, behavior and evolution of its species flocks // Adv. Ecol. Res., 1995, vol. 26, p. 157–252.

Rüber, L.; Verheyen, E.; Sturmbauer, C.; Meyer, A. Lake level fluctuations and speciation in rock-dwelling cichlid fish in Lake Tanganyika, East Africa // Grant, P. R. (ed.) Evolution on islands. New York: Oxford University Press, 1998, p. 225–240.

Rüber, L.; Verheyen, E.; Meyer, A. Replicated evolution of trophic specializations in an endemic cichlid fish lineage from Lake Tanganyika // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1999, vol. 96, p. 10230–10235.

Rüber, L.; Meyer, A.; Sturmbauer, C.; Verheyen, E. Population structure in two sympatric species of the Lake Tanganyika cichlid tribe Eretmodini: evidence for introgression // Mol. Ecol., 2001, vol. 10, p. 1207–1225.

Sage, R. D.; Loiselle, P. V.; Basasibwaki, P.; Wilson, A. C. Molecular versus morphological change among cichlid fishes of Lake Victoria // Echelle, A. A.; Kornfield, I. (eds.) Evolution of fish species flocks. Orono, Me.: University of Maine at Orono Press, 1984, p. 185–202.

Salzburger, W.; Meyer, A.; Baric, S.; Verheyen, E.; Sturmbauer, C. Phylogeny of the Lake Tanganyika cichlid species flock and its relationship to the Central and East African haplochromine cichlid fish faunas // Syst. Biol., 2002a, vol. 51, p. 113–135.

Salzburger, W.; Baric S.; Sturmbauer, C. Speciation via introgressive hybridization in East African cichlids? // Mol. Ecol., 2002b, vol. 11, p. 619–625.

Salzburger, W.; Verheyen, E.; Snoeks, J.; Meyer, A. Response to Comment on "Origin of the Superflock of Cichlid Fishes from Lake Victoria, East Africa" // Science, 2004, vol. 304, p. 963c.

Schliewen, U. K.; Tautz, D.; Paabo, S. Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids // Nature, 1994, vol. 368, p. 629–632.

Schliewen, U.; Rassmann, K.; Markmann, M.; Markert, J.; Kocher, T.; Tautz, D. Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon // Mol. Ecol., 2001, vol. 10, p. 1471–1488.

Schluter, D. The ecology of adaptive radiation. New York: Oxford University Press, 2000.

Scholz, C. A.; Rosendahl, B. R. Low lake stands in Lakes Malawi and Tanganyika, East Africa, delineated with multifold seismic data // Science, 1988, vol. 240, p. 1645–1648.

Seehausen, O. Lake Victoria rock cichlids: taxonomy, ecology, and distribution. Zevenhuizen, The Netherlands: Verdujin Cichlids, 1996.

Seehausen, O. Patterns in fish radiation are compatible with Pleistocene desiccation of Lake Victoria and 14,600-year history for its cichlid species flock // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 2002, vol. 269, p. 491–470.

Seehausen, O.; Alphen, J. J. M. van Can sympatric speciation by disruptive sexual selection explain rapid evolution of cichlids diversity in Lake Victoria? // Ecol. Lett., 1999, vol. 2, p. 262–271.

Seehausen, O.; Alphen, J. J. M. van; Witte, F. Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection // Science, 1997, vol. 277, p. 1808–1811.

Seehausen, O.; Alphen, J. J. M. van; Lande, R. Color polymorphism and sex ratio distortion in a cichlid fish as an incipient stage in sympatric speciation by sexual selection // Ecol. Lett., 1999, vol. 2, p. 367–378.

Seehausen, O.; Koetsier, E.; Schneider, M. V.; Chapman, L. J.; Chapman, C. A.; Knight, M. E.; Turner, G. F.; Alphen, J. J. M. van; Bills, R. Nuclear markers reveal unexpected genetic variation and a Congolese-Nilotic origin of the Lake Victoria cichlid species flock // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 2003, vol. 270, p. 129–137.

Shaw, P. W.; Turner, G. F.; Idid, M. R.; Robinson, R. L.; Carvalho, G. R. Genetic population structure indicates sympatric speciation of Lake Malawi pelagic cichlids // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 2000, vol. 267, p. 2273–2280.

Smith, P. F.; Konings, A.; Kornfield, I. Hybrid origin of a cichlid population in Lake Malawi: implications for genetic variation and species diversity // Mol. Ecol., 2003, vol. 12, p. 2497–2504.

Snoeks, J., Rüber L.; Verheyen, E. The Tanganyika problem: comments on the taxonomy and distribution patterns of its cichlid fauna // Martens, K.; Goddeeris, G.; Coulter, G. W. (eds.) Speciation in ancient lakes. Archiv für Hydrobiologie Beiheft; Advances in Limnology, 1994, vol. 44, p. 355–372.

Sparks, J. S. Molecular phylogeny and biogeography of the Malagasy and South Asian cichlids (Teleostei: Perciformes: Cichlidae) // Mol. Phylogenet. Evol., 2004, vol. 30, p. 599–614.

Stauffer, J. R.; Bowers, N. J. Evidence of hybridization between Cynotilapia afra and Pseudotropheus zebra (Teleostei: Cichlidae) following an intralacustrine translocation in Lake Malawi // Copeia, 1996, p. 203–208.

Stiassny, M. L. J.; Meyer, A. Cichlids of the Rift Lakes // Sci. Am., 1999, vol. 280 (2), p. 64–69.

Streelman, J. T.; Danley, P. D. The stages of vertebrate evolutionary radiation // Trends Ecol. Evol., 2003, vol. 18, p. 126–131.

Streelman, J. T.; Zardoya, R.; Meyer, A.; Karl, S. A. Multilocus phylogeny of cichlid fishes (Pisces: Perciformes): evolutionary comparison of microsatellite and single-copy nuclear loci // Mol. Biol. Evol., 1998, vol. 15, p. 798–808.

Streelman, J. T.; Albertson, R. C.; Kocher, T. D. Genome mapping of the orange blotch colour pattern in cichlid fishes // Mol. Ecol., 2003a, vol. 12, p. 2465–2471.

Streelman, J. T.; Webb, J. F.; Albertson, R. C.; Kocher, T. D. The cusp of evolution and development: a model of cichlid tooth shape diversity // Evol. Dev., 2003b, vol. 5, p. 600–608.

Sturmbauer, C. Explosive speciation in cichlid fishes of the African Great Lakes: a dynamic model of adaptive radiation // J. Fish Biol., 1998, vol. 53 (Suppl. A), p. 18–36.

Sturmbauer, C.; Meyer, A. Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes // Nature, 1992, vol. 358, p. 578–581.

Sturmbauer, C.; Verheyen, E.; Meyer, A. Mitochondrial phylogeny of the Lamprologini, the major substrate spawning lineage of cichlid fishes from Lake Tanganyika in Eastern Africa // Mol. Biol. Evol., 1994, vol. 11, p. 691–703.

Sturmbauer, C.; Rüber, L.; Verheyen, E.; Meyer, A. Phylogeo-graphic patterns in populations of cichlid fishes from rocky habitats in Lake Tanganyika // Kocher, T.D.; Stepien, C. (eds.) Molecular systematics of fishes. New York: Academic Press, 1997, p. 93–107.

Sturmbauer, C.; Baric, S.; Salzburger, W.; Rüber, L.; Verheyen, E. Lake level fluctuations synchronize genetic divergences of cichlid fishes in African lakes // Mol. Biol. Evol., 2001, vol. 18, p. 144–154.

Sturmbauer, C.; Hainz, U.; Baric, S.; Verheyen, E.; Salzburger, W. Evolution of the tribe Tropheini from Lake Tanganyika: synchronized explosive speciation producing multiple evolutionary parallelism // Hydrobiologia, 2003, vol. 500, p. 51–64.

Takahashi, K.; Okada, N. Mosaic structure and retropositional dynamics during evolution of subfamilies of short interspersed elements in African cichlids // Mol. Biol. Evol., 2002, vol. 19, p. 1303–1312.

Takahashi, K.; Terai, Y.; Nishida, M.; Okada, N. A novel family of short interspersed repetitive elements (SINEs) from cichlids: the patterns of insertion of SINEs at orthologous loci support the proposed monophyly of four major groups of cichlid fishes in Lake Tanganyika // Mol. Biol. Evol., 1998, vol. 15, p. 391–407.

Takahashi, K.; Nishida, M.; Yuma, M.; Okada, N. Retroposition of the AFC family of SINEs (short interspersed repetitive elements) before and during the adaptive radiation of cichlid fishes in Lake Malawi and related inferences about phylogeny // J. Mol. Evol., 2001a, vol. 53, p. 496–507.

Takahashi, K.; Terai, Y.; Nishida, M.; Okada, N. Phylogenetic relationships and ancient incomplete lineage sorting among cichlid fishes in Lake Tanganyika as revealed by analysis of the insertion of retroposons // Mol. Biol. Evol., 2001b, vol. 18, p. 2057–2066.

Taylor, M. I.; Verheyen, E. Microsatellite data reveals weak population substructuring in Copadichromis sp. 'virginalis kajose', a demersal cichlid from Lake Malawi, Africa // J. Fish Biol., 2001, vol. 59, p. 593–604.

Taylor, M. I.; Ruber, L.; Verheyen, E. Microsatellites reveal high levels of population substructuring in the species-poor Eretmodine cichlid lineage from Lake Tanganyika // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 2001, vol. 268, p. 803–808.

Turner, G. F.; Burrows, M. T. A model of sympatric speciation by sexual selection // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 1995, vol. 260, p. 287–292.

Turner, G. F.; Seehausen, O.; Knight, M. E.; Allender, C. J.; Robinson, R. L. How many species of cichlid fishes are there in African lakes? // Mol. Ecol., 2001, vol. 10, p. 793–806.

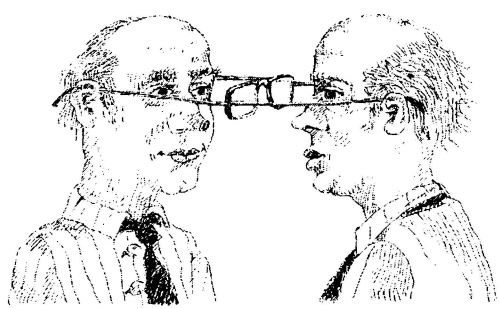
Verheyen, E.; Ruber, L.; Snoeks, J.; Meyer, A. Mitochondrial phylogeography of rock-dwelling cichlid fishes reveals evolutionary influence of historical lake level fluctuations of Lake Tanganyika, Africa // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 1996, vol. 351, p. 797–805.

Verheyen, E.; Salzburger, W.; Snoeks, J.; Meyer, A. Origin of the superflock of cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa // Science, 2003, vol. 300, p. 325–329.

Wilson, A. B.; Noack-Kunnmann, K.; Meyer, A. Incipient speciation in sympatric Nicaraguan crater lake cichlid fishes: sexual selection versus ecological diversification // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 2000, vol. 267, p. 2133–2141.

Woltereck, R. Wie entsteht eine endemische Rasse oder Art? // Biol. Zentralbl., 1931, Bd. 51, S. 231–253.

Worthington, E. B. On the evolution of fish in the Great Lakes of Africa // Int. Rev. Ges. Hydrol. Hydrogr., 1937, vol. 35, p. 304–317.



Worthington, E. B. Geographical differentiation in fresh waters with special reference to fish // Huxley, J. (ed.) The new systematics. Oxford: Clarendon, 1940, p. 287–302.

Zardoya, R.; Vollmer, D. M.; Craddock, C.; Streelman, J. T.; Karl, S.; Meyer, A. Evolutionary conservation of microsatellite flanking regions and their use in resolving the phylogeny of cichlid fishes (Pisces: Perciformes) // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 1996, vol. 263, p. 1589–1598.

МЕСТО «ПЕРСПЕКТИВНЫХ МОНСТРОВ» В ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Гюнтер Тайссен

The proper place of hopeful monsters in evolutionary biology

Günter Theißen

Abstract

Hopeful monsters are organisms with a profound mutant phenotype that have the potential to establish a new evolutionary lineage. The Synthetic theory of evolutionary biology has rejected the evolutionary relevance of hopeful monsters, but could not fully explain the mechanism and mode of macroevolution. On the other hand, several lines of evidence suggest that hopeful monsters played an important role during the origin of key innovations and novel body plans by saltational rather than gradual evolution. Homeotic mutants are identified as an especially promising class of hopeful monsters. Examples for animal and plant lineages that may have originated as hopeful monsters are given. Nevertheless, a brief review of the history of the concept of hopeful monsters reveals that it needs refinements and empirical tests if it is to be a useful addition to evolutionary biology. While evolutionary biology is traditionally zoocentric, hopeful monsters might be more relevant for plant than for animal evolution. Even though during recent years developmental genetics has provided detailed knowledge about how hopeful monsters can originate in the first place, we know almost nothing about their performance in natural populations and thus the ultimate difference between hopeful and hopeless. Studying the fitness of candidate hopeful monsters (suitable mutants with profound phenotype) in natural habitats thus remains a considerable challenge for the future.

Резюме

Перспективные монстры – это организмы обладающие в значительной степени мутантным фенотипом и обладающие потенциалом начать новую эволюционную линию. СТЭ отвергала эволюционную значимость перспективных монстров, но при этом оказалась не в состоянии объяснить механизм и модусы макроэволюции. С другой стороны, целый ряд наблюдений показывает, что «монстры» играли ключевую роль в возникновении инноваций и новых планов строения путём сальтаций. Возможно они играли большую роль, чем градуальные (постепенные) изменения. Гомеотические мутации представляют собой наиболее многообещающий класс перспективных монстров. В статье даются примеры эволюции животных и растений посредством «монстров». Тем не менее, даже краткий обзор концепции перспективных монстров обнаруживает, что концепция нуждается доработках и уточнениях, если она претендует на вклад в эволюционную биологию. В то время как эволюционная биология традиционно зооцентрична, «монстры» могут оказаться актуальноее в ботанике, чем в теории эволюции животных. Даже несмотря на то, что в течение последних лет генетика развития показала в деталях как появляются «монстры», мы не знаем почти ничего и том как они ведут себя в естественных популяциях, т.е. мы не понимаем подлинной разницы между «перспективными» и «бесперспективными» монстрами. Изучение приспособленности кандидатов на перспективных монстров (подходящих мутантов с глубоко измененным фенотипом) в естественной среде остается задачей будущего.

ВВЕДЕНИЕ: между Сциллой градуализма и Харибдой «разумного творения»

Планета Земля населена огромным количеством невероятно сложных и разнообразных организмов, включая и человека. Сравнения со сложностью человеческого организма не выдержит даже американский космический корабль «Челнок», а от разнообразия одних только насекомых захватывает дух. Но научное сообщество до сих пор не может объяснить, как на Земле возникло всё это разнообразие (Carroll, 2001). На первый взгляд это замечание кажется излишним. Но я, кроме чрезвычайной сложности организмов, хотел бы отметить еще два момента, которые видны с эвристической перспективы и препятствуют прогрессу в этом вопросе:

(1) В научном сообществе существует широко распространённое мнение, что, несмотря на разногласия в деталях, учебники по теории эволюции уже разобрались с проблемой происхождения биоразнообразия. С моей точки зрения – это неверно.

(2) Существует и противоположное мнение, распространённое по преимуществу в ненаучных кругах. Оно заключается в том, что живые организмы настолько сложны, что объяснить их может только теория «разумного творения» (ID).[1] Философский анализ вопроса о научности ID выходит за рамки настоящей работы. В любом случае способность этого движения порождать продуктивные научные программы ничтожна (Raff, 2005). За редкими исключениями (Lönnig, 2004) биологи не считают ID способным объяснить разнообразие и сложность жизни.

Это, однако, не означает, что законченная и удовлетворяющая всех теория, объясняющая всю сложность и разнообразие жизни, уже существует. Иными словами, отказ от ID и прочих форм креационизма не является следствием объяснительной силы ни одной из существующих эволюционных теорий, но должен быть понят как эпистемологическая предпосылка и эвристический фундамент биологии как естественной науки. Завершенная теория происхождения сложных органов остается делом будущего (Lenski et al., 2003).

Все хорошо обоснованные научные эволюционные теории, так или иначе объясняющие сложность и разнообразие организмов, являются гипотезами. Согласно Ч. Дарвину (1959), эволюция – это двухступенчатый процесс: наследуемые случайные вариации доставляют исходный материал, а естественный отбор действует как направляющая сила, приспосабливающая организмы к окружающей среде. Впоследствии, в 1930-40-х гг., возникла синтетическая теория эволюции (СТЭ), объединившая популяционную генетику с классическими наблюдениями в области морфологии, биогеографии, и эмбриологии (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942; Simpson, 1944; Mayr, Provine, 1980; Reif et al., 2000; Junker, Hoßfeld, 2001; Junker, 2004). Синтетическая теория рассматривает эволюцию как результат изменения частоты аллелей вследствие естественного отбора,

[1] Подробнее о теории «разумного творения» см. статью Ульриха Кучеры о креационизме в настоящем сборнике.

ведущего к небольшим изменениям фенотипа. Как и Дарвин, СТЭ придерживается идеи о том, что эволюция обычно идет градуально и что сложные и уникальные структуры эволюционируют в течение «почти бесконечного числа поколений», предоставленные действию естественного отбора, до мельчайших деталей оттачивающего их черты. Со временем эти градуальные изменения аккумулируются и слагаются в признаки, отличающие более высокие (по отношению к виду) таксоны. Градуализм, утверждающий, что всё биоразнообразие на всех уровнях является продуктом малых (градуальных) изменений, является центральным положением дарвинизма и СТЭ. Согласно этому взгляду естественный отбор, оперирующий на уровне популяций и видов (микроэволюция), создаёт также и уникальные признаки более высоких таксонов (макроэволюция).

Макроэволюция обычно определяется как эволюция на надвидовом уровне. Однако, видообразование может происходить при почти полном отсутствии структурных и функциональных изменений, и в то же время внутри вида могут проявляться значительные морфологические различия (см. ниже). В дальнейшем я буду использовать термин «макроэволюция» в более узком смысле, как обозначение только тех эволюционных процессов, которые приводят к образованию инноваций (innovations, novelties) или изменяют план строения организма. Но даже в этой интерпретации СТЭ будет утверждать, что макроэволюция – это просто микроэволюция, растянутая во времени.

Несмотря на всю свою неоспоримую объяснительную силу, СТЭ обладает серьёзными недостатками (Wagner, 2000). Эмпирическая база градуализма в лучшем случае недостаточна. Наиболее простой путь заглянуть в прошлое Земли – обратиться к палеонтологическим находкам. Но резкие переходы, наблюдаемые при изучении ископаемых, являются слабым аргументом в пользу градуализма (Gould, Eldredge, 1993). Паттерны ветвления надвидовых таксонов в филогенезе, составленные кладистами и систематиками, также не указывают на градуальный путь эволюции (Vergara-Silva, 2003). Более того, даже при том, что популяционная генетика кажется наиболее разработанной областью эволюционной теории, её недостаточно для объяснения эволюции. Например, популяционная генетика малопригодна для объяснения инноваций, планов

строения и ограничения изменчивости (constraints) (Riedl, 1977; Gilbert et al., 1996; Wagner, 2000; Haag, True ,2001; Wagner, Muller, 2002; Wagner, Laubichler, 2004).

Почему бактерии не порождают более и более совершенные (лучше адаптированные) бактерии, но порождают в процессе эволюции грибы, обезъян и человека? На самом деле популяционная генетика мало может нам сказать о механизмах, посредством которых линейные последовательности нуклеотидов, составляющие геном живых организмов, порождают всё разнообразие и сложность жизни (Weiss, 2005). Изменение частоты аллелей в популяциях, несомненно, явление большой важности, но этого явно недостаточно для объяснения эволюции, поскольку количество локусов не является фиксированным (например, животные и растения обладают примерно в 10 раз большим количеством генов, чем бактерии). Новые гены образуются в ходе эволюции благодаря таким процессам, как дупликации генов, хромосом и всего генома и, в то же время, могут терять свои функции и даже исчезать, например, в результате вредных мутаций. Появление и исчезновение генов, так же как и изменения в регулятивных взаимодействиях между существующими генами, крайне важны для объяснения происхождения ключевых инноваций (Theißen, 2002, 2005). Кроме пробелов в части объяснения явления эволюции, СТЭ обладает и философскими недостатками. Утверждая, что эволюция строго градуальна, а макроэволюционные паттерны можно полностью объяснить действием естественного отбора и адаптацией к окружающей среде, СТЭ позволяет себе чрезмерно обобщающие высказывания и, таким образом, оказывается скорее в сфере идеологии, чем науки (Wagner, Laubichler, 2004). Тем не менее, мы не должны забывать, что любое научное знание носит гипотетический характер и что не существует причин, по которым это утверждение нельзя было бы приложить и к сфере изучения сложности и разнообразия жизни. С этой точки зрения, теорию градуальности можно рассматривать как интересную гипотезу, памятуя при этом, что в науке нет такого понятия, как раз и навсегда доказанный факт.

Таким образом, стремясь объяснить всю сложность организмов, эволюционная биология не должна забывать о своих базовых принципах. К ним будет относиться и толерантность к альтернативным взглядам. Подавляющее большинство биологов согла-

сится, что эволюция неизбежна при выполнении трёх условий: репликации, вариации (мутации) и различного уровня приспособленности (Dennett, 2002). Но если с помощью этих принципов легко объяснить, как некий организм может породить более оптимальный организм, они вряд ли объяснят происхождение, к примеру, эукариот, растений и животных от прокариот. Исследования виртуальных организмов показывают, что сложные функции могут порождаться ненаправленными мутациями и естественным отбором (Lenski et al., 2003), но в какой степени подобные исследования отражают реальные эволюционные процессы, пока неизвестно. Открытия в области генетики развития многоклеточных организмов, так же как и палеонтологическая летопись, указывают на то, что эволюция путём сальтаций возможна наравне с эволюцией градуальной. Однако традиционные взгляды, в течение многих лет пропагандируемые СТЭ, сделали серьёзное обсуждение сальтационных механизмов невозможным (Vergara-Silva, 2003). В свете же трудностей, испытываемых СТЭ в настоящее время, такое обсуждение представляется неизбежным. В настоящей статье я утверждаю, что сальтации возможны и что «перспективные монстры» Гольдшмидта могут рассматриваться как первый шаг в этом процессе. Я коротко опишу противоречивую историю вопроса и покажу, что, будучи полезным дополнением к эволюционному учению, теория сальтаций нуждается в дальнейших как концептуальных, так и эмпирических исследованиях.

«ПЕРСПЕКТИВНЫЕ МОНСТРЫ» ГОЛЬДШМИДТА

Термин «перспективные монстры» (hopeful monsters) был введён Рихардом Гольдшмидтом несколько десятилетий тому назад. Гольдшмидт считал, что истинные виды разделяют «непреодолимые бреши» (bridgeless gaps), которые могут быть преодолены лишь сальтационными изменениями, но никак не градуальными изменениями в духе Дарвина и СТЭ. Соответственно, для объяснения происхождения видов Гольдшмидт (Goldschmidt, 1940) выдвинул гипотезу, которую он резко противопоставил СТЭ (обзор: Dietrich, 2000, 2003). Не имея ничего против градуальных изменений внутри видов, он утверждал, что сами новые виды возникают путём внезапных, значительных изменений или макромутаций. Гольдшмидт понимал, что большинство макромутаций катастрофически действуют на процессы приспособления, и поэтому

назвал их «монстрами». Каждый из этих «монстров» может, тем не менее, при определённых условиях оказаться носителем адаптивных преимуществ и, таким образом, стать «перспективным монстром». По Гольдшмидту, макроэволюция идет скорее благодаря редким удачным макромутациям, чем благодаря накоплению градуальных изменений в популяциях. Существует два механизма появления перспективных монстров (Goldschmidt, 1940). Первый связан с макромутациями «контролирующих генов» на ранних стадиях эмбрионального развития, вызывающих серьёзные изменения в фенотипе взрослой особи. Второй механизм основан на отрицании классической модели гена, которой Гольдшмидт противопоставил альтернативную модель «системных мутаций», т.е. системной реорганизации хромосом. Системные мутации должны были объяснить резкие изменения хода развития организма и быстрого возникновения новых видов. Идея «перспективных монстров», таким образом, не была жёстко связана с концепцией системных мутаций, хотя мутации важнейших генов, регулирующих индивидуальное развитие, наилучшим образом объяснили бы появление резких изменений. М. Дитрих (Dietrich, 2003) указывал, что именно отрицание классической модели гена послужило основной причиной падения научной репутации Гольдшмидта, и в значительной мере предопределило отношение к идее «перспективных монстров».

«БЕЗНАДЁЖНЫЕ МОНСТРЫ»: Синтетическая теория наносит ответный удар

Идеи Гольдшмидта о мутациях, значительно влияющих на индивидуальное развитие, не были встречены с той же враждебностью, что и концепция системных мутаций (Dietrich, 2003). Тем не менее, Гольдшмидту не удалось добиться того, чтобы идея «перспективных монстров» стала полноправным дополнением к эволюционной теории. Постоянно накапливающиеся доказательства того, что эволюция происходит путём накопления небольших изменений, естественного отбора и последующей дифференциации на уровне популяции, освобождали сторонников СТЭ от необходимости всерьёз рассматривать гипотезу «перспективных монстров» (Dietrich, 2003). Симпсон (Simpson, 1944) считал

гомеозисные мутации[1] недостаточными для объяснения различий между микро- и макроэволюцией. Райт и Симпсон (Wright, 1941; Simpson, 1944) выдвинули ряд возражений против гипотезы Гольдшмидта, указав в числе прочего, что никакие мутации не создают новых видов и появление мутантов – это ещё не эволюция. С кем, например, мутанты смогут производить потомство? Ведь они резко отличаются от всех остальных представителей своего вида. Вероятность того, что потомки «безнадёжных монстров» станут вполне приспособленными организмами, крайне мала. Простые модели показали, что уровень приспособленности снижается пропорционально удалению от дикого типа. Резонно предположить, продолжали критики, что глубокая трансформация фенотипа подорвала бы уровень приспособленности настолько серьёзно, что естественный отбор всегда был бы направлен против таких мутантов (обзор аргументов по: Svensson, 2004). Таким образом, с популяционной точки зрения генетика не допускает появления перспективных монстров. Поэтому гипотеза Гольдшмидта была записана в безнадежные случаи почти сразу после своего появления. Убеждение, что любые мутации, обладающие значительным эффектом мутации, станут жертвами естественного отбора и, соответственно, безнадёжны, распространено до сих пор (Akam, 1998).

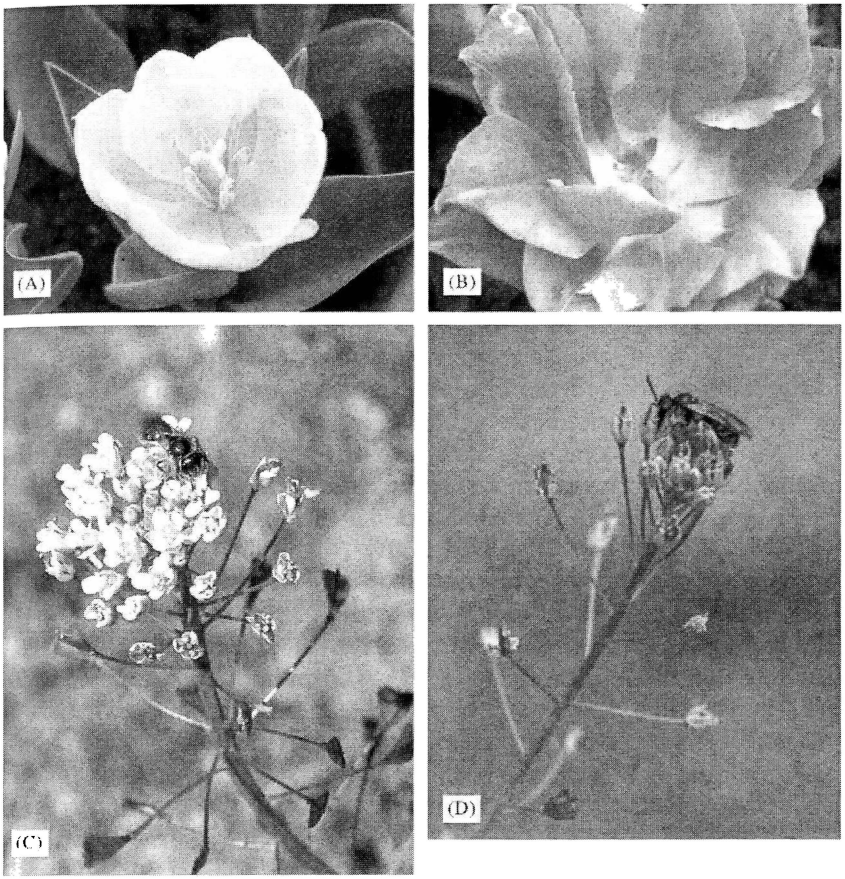
«ПОЛЕЗНЫЕ МОНСТРЫ»: гомеозисные мутации и «Evo-Devo»[2]

«Перспективные монстры» предавались анафеме до тех пор, пока популяционная генетика доминировала в эволюционной биологии, а биология развития оставалась на периферии. Ситуация поменялась, когда благодаря изучению локусов количественных признаков (QTL) стали понятны реальные генетические различия между близкородственными организмами и началась интеграция биологии развития в эволюционную биологию. QTL анализ, в частности, показал, что существенно новые морфологические

[1] Мутации, значительно изменяющие ход эмбриогенеза – *Ред.*

[2] Современная эволюционная биология развития, являющаяся синтезом молекулярной биологии, эмбриологии, палеонтологии, эволюционной биологии и др., получила в англ. языке краткое обозначение Evo-Devo [evolution-development], ставшее общепринятым.

формы могут быть результатом изменения всего в нескольких генах. Наиболее изученным подобным случаем в ботанике является одомашнивание кукурузы (*Zea mays*) из теосинта (*Zea mays* ssp. parviglumis). В ходе процесса одомашнивания женское соцветие, «ушко», появилось в результате неожиданного новообразования, в основе которого лежало изменение всего пяти генов в одном локусе (Doebley et al., 1997; Wang et al., 1999; Wang et al., 2005). Было показано, что режим искусственного отбора существенно отличается от отбора в естественных условиях. Но QTL анализ естественного полиморфизма цветков и соцветий подтвердил предположение, что даже резкие структурные изменения могут быть результатом мутаций в одном или немногих локусах (Gailing, Bachmann, 2000; Moritz, Kadereit, 2001). Дефицит объяснительной силы СТЭ, например, неудовлетворительное объяснение инноваций и ограничений изменчивости, привёл к интеграции биологии развития в эволюционную биологию и появлению новой науки – эволюционной биологии развития (Evo-Devo). Логическое основание Evo-Devo составляет положение, что многоклеточные организмы обычно развиваются из зиготы и процесс повторяется в каждом поколении. Это подразумевает, что морфологические эволюционные изменения возникают в процессе индивидуального развития. Поскольку развитие идет в значительной степени под генетическим контролем, новые морфологические формы в эволюции зачастую являются результатом изменения в контролирующих генах. Таким образом, Evo-Devo в основном занимается изучением генов, контролирующих индивидуальное развитие, и их роли в эволюции морфологических признаков (Gould, 1977b; Gilbert et al., 1996; Theißen et al., 2000; Carroll, 2001; Arthur, 2002). В последнее время был достигнут существенный прогресс в понимании механизма генетического контроля процессов развития, ведущих к модификации фенотипа взрослой особи. Оказалось, что возможны изменения процессов развития как во времени (гетерохрония), так и в пространстве (гетеротопия). В случае с растениями, однако, зачастую трудно различить гетеротопию и гетерохронию. Поскольку растения развиваются непрерывно, сдвиг событий во времени может напрямую вести к структурным изменениям (Kellogg, 2000). Многие эволюционные новации и признаки крупных таксонов – в том числе и те, что десятилетиями использовались в качестве таксономических признаков, – можно объяснить гетеротопией или гетерохронией, что подчеркивает их значение



для эволюции. Важной составляющей гетеротопических изменений являются гомеотические переходы (homeotic transitions) (Baum, Donoghue, 2002). Термин «гомеозис» был введён Уильямом Бэйтсоном (W. Bateson) в 1894 г. для описания типа изменчивости, когда «что-либо было изменено в что-то подобное другому» (Lewis, 1994). Хорошо известные примеры получены на примере плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. У мутанта Antennapedia на месте усиков появляются органы, напоминающие лапки. У двух мутантов, которых изучал Гольдшмидт, крылышки заменены ногоподобными образованиями (*podoptera*) или жужжальцами (*tetraltera*) (Dietrich, 2000).

Гомеозисные мутации часто встречаются и у растений, и затрагивают они как вегетативные, так и репродуктивные органы (Sattler, 1988; Meyerowitz et al., 1989). Хорошо известны мутации цветков, т.е. растения-мутанты у которых цветки имеют более-менее нормальные органы, но на тех местах, где обычно появляются органы другого типа. Многие цветки состоят из органов четырёх типов, организованных в четыре мутовки: чашелистики, лепестки, тычинки, плодолистики. Исследования растения-модели резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana*) показали, что гомеозисные мутанты можно разделить на три класса: A, B, C. Идеальный класс A характеризуется тем, что плодолистики находятся в первой мутовке на месте чашелистиков, а тычинки – на месте лепестков. В классе B у мутантов чашелистики заменяют лепестки во второй мутовке, а в третьей мутовке плодолистики находятся на месте тычинок. Мутанты класса C обладают цветками, у которых репродуктивные органы (тычинки и плодолистики) заменены чашелистиками и лепестками и увеличено количество флоральных органов (Meyerowitz et al., 1989; Theißen, 2001). Подобного рода цветки часто встречаются как у декоративных, так и у диких растений, таких как *Arabidopsis, Antirrhinum, Rosa, Prunus, Petunia, Tulipa* (Рис. 1B). Описанные классы гомеозисных мутантов объясняются простыми комбинаторными моделями, такими как ABC модель развития цветка (Theißen, 2001). Эта модель предполагает, что три различных гомеозисных функции могут объяснить появление уникальных признаков в процессе развития. Эти функции условно названы ABC, где A обозначает чашелистики в первой мутовке, A+B – лепестки во второй мутовке, B+C – тычинки в третьей мутовке, а C – плодолистики в четвертой мутовке. Клонирование гомеозисных генов растений и животных в 1980-90-х годах показало, что все они кодируют факторы транскрипции, т.е. протеины, распознающие специфические ДНК-мотивы других генов и оказывающие влияние на их транскрипцию. В то время как гомеозисные гены животных кодируют протеины гомеодомена, подавляющее большинство гомеозисных генов растений кодирует протеины MADS-домена (Gehring, 1992; Carroll, 1995; Becker,Theißen, 2003; Theißen, 2001; Meyerowitz, 2002). Гомеозисные гены показывают, что основные события в индивидуальном развитии, такие как спецификация идентичности органов, зачастую находятся под контролем ограниченного количества генов, определяющих развитие. Анализ мутантов и трансгенных организмов показывает,

что перемены в этих локусах могут порождать глубокие, скоординированные морфологические изменения. Некоторые из мутантных фенотипов (например, петалоид вместо сепалоида, первой мутовки органов цветка и др.) напоминают различия между основными линиями организмов. Давно ведутся дебаты о том, играют ли гены, лежащие в основе «филоподобных мутантов» (phylomimicking mutants) (Haag, True, 2001), существенную роль в макроэволюционных процессах. Фактически, изменения в доменах экспрессии флоральных гомеозисных генов у мутантов или трансгенных растений могут приводить к гомеозисным трансформациям флоральных органов. Например, экспрессия генов класса С в мутовках околоцветника приводит к трансформации чашелистиков в органы плодолистика, а лепестков – в стаминоидные органы (Bradley et al., 1993). Подобным же образом эктопическая экспрессия генов класса В в первой и четвёртой флоральных мутовках *Arabidopsis* приводит к трансформации чашелистиков в петалоидные органы, а плодолистиков – в стаминоидные (Krizek, Meyerowitz, 1996).

Обобщающие исследования в области Evo-Devo показали, что подобные изменения не только лежат в основе недологовечных трансгенных и мутантных растений, но и в основе естественного морфологического разнообразия, порождённого макроэволюционным процессом. Например, тюльпаны (*Tulipa gesneriana*) и другие подобные растения (Liliaceae) обладают цветками, которые демонстрируют признаки, сходные с признаками цветка у высших эудикот , но органы первой мутовки обычно лепестковые вместо чашелистика (Рис. 1А). Из этого следует, что гомеозисный переход в первой флоральной мутовке от чашелистиков к лепесткам или наоборот возник в ходе эволюции цветковых растений. Петалоидные органы подразумевают функционирование гомеозисных генов класса В. Действительно, когда гены класса В были исследованы на примере тюльпана, обнаружилось, что они экспрессируются не только в листочках околоцветника второй флоральной мутовки, но и в органах сходной идентичности в первой мутовке (Kanno et al., 2003). Подобные примеры можно найти у многих растений семейства Ranunculaceae, у которых петалоидные органы первых двух мутовок существенно различаются. Изучение экспрессии генов показало, что петалоиды первой мутовки образуются за счёт сдвига экспрессии генов класса В в направлении первой флоральной мутовки (Kramer et al., 2003). Всё это

укрепляет доказательную базу идеи, что сдвиги границ экспресии флоральных гомеозисных генов класса B, приведшие к флоральным гомеозисным изменениям, оказали влияние на развитие флоральной архитектуры.

Количество фактов, указывающих на значительную роль гомеозиса в процессе эволюции, постоянно растёт. Например, Р. Сатлер (Sattler, 1998) обобщил случаи гомеозиса в эволюции цветковых начиная с клеточного и до организменного уровня, включая случаи, затрагивающие вегетативные органы, такие как листья и листочки сложных листьев. Происхождение кукурузы из теосинта, сопровождавшееся сильными морфологическими изменениями и появлением женского соцветия («ушка»), уже давно подвигало учёных к объяснениям этого явления в «катастрофических» терминах, таких как гомеозис (Iltis, 1983, 2000). Е. Келлог (Kellogg, 2000) собрал доказательства важности гетеротопии для эволюции злаковых трав (Poaceae); примеры включают эволюцию уникальной эпидермальной морфологии злаковых, возникновение цветка и колоска, формирование однополых цветков у паникоидных злаков и повторное возникновение C4 фотосинтеза. По контрасту, гетерохрония может лежать в основе морфологических новаций зародыша трав. Л.П. Ронс де Крейн (Ronse De Craene, 2003) нашёл морфологические доказательства эволюционного значения гомеозиса у цветков покрытосеменных, таких как Rosaceae, Papaveraceae и Lacandonia. Например, существуют трудноопровержимые филогенетические и морфологические доказательства того, что лепестки Rosaceae (объединяющей всем известные культурные растения, такие как розы и яблони) произошли из тычинок. Д. Баум и М. Доног (Baum, Donoghue, 2002) переосмыслили концепцию «передачи функций» в эволюции растений, включая случаи предполагаемого гомеозиса. Модели того, как эволюционная изменчивость ABC системы флорального органа может объяснить флоральную диверсификацию в ходе эволюции, были предложены автором настоящей статьи (Theißen et al., 2000), а также Э. Крэмер (Kramer et al., 2003). П. Рудэлл и Р. Бейтман (Rudall, Bateman, 2002, 2003) описали различные случаи пелорических цветков у растений с тератологическими изменениями (уродствами), особенно у орхидей, что также можно объяснить гетеротопией и гомеозисом. Р. Рутишаусер и Б. Ислер (Rutishauser, Isler, 2001) и Рутишаусер и Б. Молайн (Rutishauser, Moline, 2005) включили гомеозис и даже более радикальные концепции, такие как «неопределён-

ная морфология» (fuzzy morphology) и «континуум-морфология», в разряд гипотез, объясняющих экстремальные особенности планов строения пузырчатки (Utricularia) и подостемона (Podostemaceae).

Может быть и не случайно то, что все эти примеры касаются растений. Возможно, это связано с тем, что более «открытые системы» и «дополнительные» пути роста растений приводят к тому, что гомеозисные мутации здесь играют более важную роль, чем в эволюции животных. Тем не менее, нельзя говорить о том, что свидетельств, подтверждающих наличие гомеозисных мутаций в животном мире, не существует вовсе. Один из впечатляющих примеров – это пальцы ног у птиц как продукт конфликта гомологических структур. Традиционно критерии признания признаков гомологичными включают такие категории, как структурное подобие, положение в ряду сравнимых совокупностей признаков и существование переходных форм между предполагаемыми гомологиями либо в онтогении, либо в филогении (Rutishauser, Isler, 2001; Theißen, 2005). Многие тетраподы имеют 5 пальцев, в то время как крылья птиц имеют лишь 3. Эмбриологический анализ показывает, что это 2-й, 3-й и 4-й пальцы, в то время как палеонтологические данные указывают на то, что птицы происходят от теропод, потерявших 4-й и 5-й пальцы. Но как возможно, чтобы 1,2,3 = 2,3,4? Г. Вагнер и Г. Гаузиер (Wagner, Gauthier, 1999) предположили, что гомеозисная трансформация возникла таким образом, что палец, находящийся на второй позиции, сохранил структурную идентичность органа в первой позиции (следовательно "2 = 1"). Исследования экспресии Hox–генов, детерминирующих идентичность пальцев, показали жизнеспособность этой гипотезы, хотя продолжают существовать и альтернативные объяснения (Vargas, Fallon, 2005). Конечности киви и тиранозавров также могут представлять собой случаи естественной гомеозисной трансформации (Wagner, Gauthier, 1999).

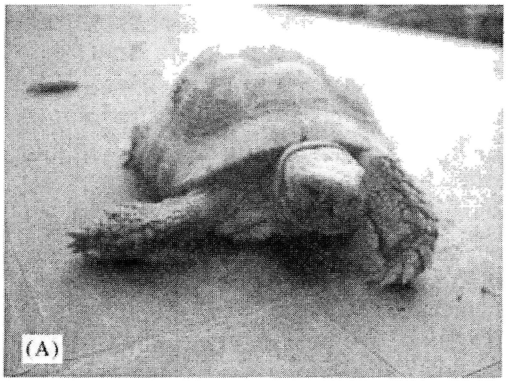
В целом, к настоящему времени накопилось достаточное количество свидетельств, главным образом из области ботаники, говорящих о том, что гомеозисные переходы действительно имели место в ходе эволюции, и что эти переходы случались благодаря мутациям в одном-двух генетических локусах. В принципе, гомеозисные изменения могут возникать и в ходе градуальной эволюции (Sattler, 1988). Но, принимая во внимание, что полная замена идентичности органов происходит путём мутации одиночных гео-

меозисных генов, сальтационный характер изменений представляется более вероятным. Это, в то же время, противоречит постулату СТЭ о том, что эволюция происходит только градуальным путём благодаря изменению частоты аллелей во многих локусах. Предположение обратного будет иметь значительные последствия, так как гомеозисные мутации претендуют на роль ключевых макроэволюционных именений. А поскольку гомеозисные мутанты отвечают за глубокие перемены в организменных структурах, они вполне могут носить название «перспективных монстров». Интересно, что Гольдшмидт обращался к изучению гомеозисных мутантов на примере *Drosophila*, таких как *podoptera* и *tetraltera*, поскольку считал их вероятными кандидатами на роль «перспективных монстров» (Dietrich, 2000, 2003). И в настоящее время благодаря Evo-Devo доверие к теории координированных резких перемен (сальтаций) возрастает (Bateman, DiMichele, 2002; Kramer et al., 2003; Theißen et al., 2000; Theißen et al., 2002). Таким образом, благодаря «полезным монстрам» («helpful monsters») (Coen, 2001) гольдшидтовские «монстры» возвращаются на сцену эволюционной биологии.

ВОЗВРАЩЕНИЕ «ПЕРСПЕКТИВНЫХ МОНСТРОВ»

Концепция перспективных монстров так бы и осталась экзотическим ископаемым наподобие птицы Додо, если бы ортодоксальная эволюционная теория смогла исчерпывающе объяснить происхождение и разнообразие жизни. Но такой теории нет, и попытки ввести «монстров» в научный оборот совершались несколько раз. Стивен Гулд (1977a) защищал тезис о том, что палеонтологическая летопись доставляет мало свидетельств того, что макроэволюция шла градуальным путём, поскольку переходы между основными группами организмов носят скачкообразный характер. Эту скачкообразность обычно объясняли неполнотой палеонтологических данных, но по мере развития палеонтологии это объяснение становилось всё менее убедительным (Gould, Eldredge, 1993). Но ещё важнее тот факт, что во многих случаях сконструировать объяснение макроэволюционных событий в терминах непрерывных изменений в принципе невозможно (Gould, 1977a). Используя фразу «что пользы в половине крыла?» Гулд показал, что существует небольшое количество случаев, в которых промежуточные стадии могли бы иметь функции, отличные от конечной структу-

ры (например, «полкрыла» могли иметь значение как регулятор температуры), – концепция, названная преадаптацией. Но в большинстве случаев этим путём нельзя спасти градуализм. Например, на острове Маврикий существует два рода змей, имеющих общий признак, не встречающийся у других позвоночных, а именно разделение верхнечелюстной кости на переднюю и заднюю стороны, соединённые подвижным сочленением. Как челюстная кость может быть сломана наполовину, спрашивает Гулд (Gould, 1977a). Детальное рассмотрение этого случая отметает любую возможность, кроме дисконтинуального развития (Frazzetta, 1970). Этот и другие случаи привели Гулда к убеждению, что резкие переходы (сальтации) в макроэволюции возможны. Согласно этому взгляду, отсутствие переходных форм не является простым следствием неполноты данных палеонтологии, но зачастую отражает реальное отсутствие таких форм. Следуя идеям друга Дарвина, Томаса Генри Гексли (Хаксли), Гулд (1977a) показал, что градуализм не обязательно коррелирует с идеей естественного отбора и поэтому не было никакой необходимости встраивать градуализм в СТЭ. Он предположил, что сальтационные изменения перспективных монстров могут и не приводить немедленно к появлению совершенных форм, но скорее могут служить ключевыми адаптациями, меняющими способ существования их носителя. Во второй фазе совокупность коллатеральных изменений могла приводить к возникновению более традиционного градуального пути ключевых инноваций, вызванного глубоким сдвигом селективного давления. Гулд (Gould, 1977a, b) соглашался с Гольдшмидтом, что основные эволюционные переходы могут происходить путём аккумуляции малых изменений на ранних стадиях индивидуального развития, приводящих к существенным различиям взрослых особей. Гулд (1977a) предсказал, что идеи Гольдшмидта будут в значительной степени реабилитированы в 1980-х гг. Как мы теперь понимаем, Гулд оказался неправ. Однако значение перспективных монстров было пересмотрено Р.М. Бэйтмэном и ДиМишелем (Bateman, DiMichele, 1994, 2002) в рамках их концепции «неогольдшмидтовской сальтации». Мы обязаны этим авторам первым научным детальным анализом «монстров». Бэйтмэн и ДиМишель определили сальтационную (скачкообразную) эволюцию как результат генетической модификации, выражающейся в глубоких фенотипических изменениях в рамках одного поколения, потенциально приводящих к возникновению новой линии, которую они обозначили словом «проспеция»



(prospecies). Эти проспеции есть ничто иное как новый термин для обозначения гольдшмидтовских монстров (поэтому он не применяется в настоящей статье).

Бэйтмэн и ДиМишель (1994, 2002) обсудили предполагаемые механизмы скачкообразной (сальтационной) эволюции. Изучая ископаемые семенные папоротники и орхидные, они пришли к выводу, что большинство перспективных монстров возникает в результате гетеротопии (включая гомеозис) и гетерохронии вследствие мутаций в ключевых генах, контролирующих морфогенез (Bateman, DiMichele, 2002; Rudall, Bateman, 2002, 2003). Авторы предполагают, что уровень приспособленности «монстров», получившихся таким путём, в большинстве случаев слишком низок для выживания в условиях конкуренции, обусловленной естественным отбором. Они заключают, что выживание перспективных монстров наиболее вероятно в условиях, когда естественный отбор временно ослаблен низким уровнем конкуренции за ресурсы. Затем следует фаза точной подгонки под условия окружающей среды градуальным механизмом, описанным СТЭ.

Свои рассуждения авторы заканчивают рискованным выводом, что эволюция равна филогенетическому градуализму в последовательностях ДНК плюс прерывистое равновесие в морфологии[1].

В дополнение к этим концептуальным размышлениям перспективные монстры рассматривали как перспективная гипотеза для отдельных случаев макроэволюции, когда градуальная схема оказывалась неприменима. Наиболее очевидные примеры можно найти в эволюции черепах (Testudines). Черепахи обладают наиболее необычным планом строения среди амниот и имеют дорсальный панцирь, состоящий из модифицированных рёбер (Рис. 2А). Вентральные рёбра не сформированы, и вместо них вентральная часть покрыта дермальным пластроном. Более того, по контрасту с ситуацией у других позвоночных, у которых лопатка развивается вне грудной клетки, у черепах плечевой пояс находится внутри грудной клетки (Rieppel, 2001). Градуальное объяснение эволюции этой конструкции от любого возможного предшественника исключено. Это подтверждают и данные палеонтологии, говорящие о том, что черепахи возникли внезапно в триасе без каких-либо промежуточных стадий (обзор литературы: Ohya et al., 2005). И хотя наличие промежуточных стадий нельзя исключать полностью, несомненно, то, что план строения черепах возник быстро, что особенно вероятно, потому что ископаемых черепах никак нельзя обвинить в низком уровне фоссилизации. Между тем, существует гипотеза, объясняющая происхождение плана строения черепах изменениями на ранних стадиях индивидуального развития, вызванными изменениями в экспрессии некоторых Hox-генов (Ohya et al., 2005). Принимая во внимание их необычную эволюцию, О. Риппель приравнивает черепах в «перспективным монстрам» (Rieppel, 2001). Тем не менее, черепахи вот уже 200 млн лет присутствуют в палеонтологической летописи и распространены во многих частях света, включая самые засушливые пустыни и глубокие моря. Таким образом, черепахи не только не монстры, но прекрасно приспособленные организмы. Было бы более спра-

[1] Филогенетический градуализм почти всегда подразумевает «молекулярные часы», изменения в последовательностях ДНК, но игнорирует, что генетические изменения также могут носить характер прерывистого равновесия, например, в случае дупликации гена, хромосомы или генома.

ведливо сказать, что черепахи являются потомками «перспективных монстров».

МИСТЕРИЯ КЕМБРИЙСКОГО ВЗРЫВА: Перспектива перспективных монстров

Мы уже видели, что в ряде случаев, таких как план строения черепах, существуют данные, показывающие, что сальтации, такие как гомеозисные переходы, внесли свой вклад в происхождение эволюционных новаций. Но насколько важны эти события для глобального биоразнообразия? В принципе, они могут представлять собой исключительные случаи, которые нельзя обобщать на всю эволюционную биологию. Но это, возможно, далеко не так.

Структурное разнообразие многоклеточных организмов на нашей планете возникло по большей части в ходе двух «взрывов». Палеонтологическая летопись указывает на то, что «кембрийский взрыв», случившийся порядка 540 млн лет, назад породил основные планы строения почти всех вымерших и ныне живущих таксонов в течение нескольких миллионов лет (Philippe et al., 1994; Fortey et al., 1997; Valentine et al., 1999). Это не означает, что все разнообразие животных берет свое начало из этого времени; молекулярный анализ показал, что латентная филогенетическая история некоторых Metazoa может быть прослежена и в докембрии (Wray et al., 1996; Levinton et al., 2004). Это предположение можно согласовать с предположением Бэйтмана и ДиМишеля (Bateman, DiMichele, 2002) о том, что филогенетический градуализм в ДНК (включая кладогенез) и прерывистое равновесие в морфологии могут объяснить эволюцию. В этом случае, однако, потребуется объяснить: каким образом градуально меняющиеся гены могут породить морфологические скачки?

Гипотетический ответ на этот вопрос, к которому склоняется автор настоящей статьи, исходит из предположения, что изменения в небольшом количестве генов, регулирующих индивидуальное развитие и порождающих «перспективных монстров», могут быть ключом к скачкообразным морфологическим изменениям, в то время как основная часть генома может изменяться градуально по «принципу часов», не оказывая большого влияния на морфологию и эволюцию планов строения. В любом случае, во многих отношениях, например по количеству видов, насекомые, появившиеся в карбоне, стали самой успешной группой организ-

мов (Carroll, 2001). По прошествии 300 млн лет после «кембрийского взрыва», в позднем юрском периоде или начале мелового возникли цветковые (покрытосеменные) растения, представляющие собой второй пример очевидного «внезапного» происхождения и ускоренной морфологической радиации. Происхождение и ранняя диверсификация покрытосеменных уже Дарвином были обозначены как «ужасная мистерия» и «запутанное дело» и до сих пор остаются научной загадкой (Crepet, 2000; Theißen et al., 2002; Frohlich, 2003; Frohlich, Parker, 2000; Stuessy, 2004; Theißen, Becker, 2004). Как в случае с происхождением животных, так и в случае с происхождением покрытосеменных, не существует палеонтологических свидетельств, которые поддерживали бы идею градуальной эволюции и, таким образом, перспективные монстры могли бы служить объяснением этих явлений.

Попытки объяснить «взрывы» градуальным путём предпринимались неоднократно, но не выдержали проверки временем. Напротив, например, все последние гипотезы происхождения цветка постулируют резкие изменения гомеозисных генов, приводящие к гетеротопии и т.п. (Theißen et al., 2002; Theißen, Becker, 2004; Frohlich, Parker, 2000; Frohlich, 2003; Albert et al., 2002).[1] С точки зрения экологической, цветущие растения стали одной из самых успешных групп организмов. Адаптивная радиация и коэволюция взаимодействующих систем – растение-опылитель; растение-хищник – несомненно, играли важную роль в этом процессе. Но первые шаги могли быть сделаны странными организмами, которые преодолели ограничения в индивидуальном развитии и овладели ключевыми инновациями, ставшими предпосылками адаптивной радиации и коэволюции. Если планы строения животных и покрытосеменных действительно возникли благодаря «перспективным монстрам», их важность для биоразнообразия нельзя переоценить.

БУДУЩЕЕ ПЕРСПЕКТИВНЫХ МОНСТРОВ

«Что в имени тебе моём?» Гипотеза «перспективных монстров», как её не назови (хоть «проспециями»), останется необычной, про-

[1] Происхождение покрытосеменных, таким образом, стало наиболее очевидным случаем конфликта между СТЭ и неградуальными моделями эволюции (Vergara-Silva, 2003).

тиворечивой концепцией. Для того чтобы утвердить «монстров» в качестве полноправного дополнения к эволюционной биологии, они должны стать эмпирически проверяемой и отточенной теорией. Это включает в себя несколько важных пунктов.

(a) Нужно преодолеть теоретизирование в терминах взаимоисключающих альтернатив. Одинаково маловероятно как то, что эволюция происходит исключительно посредством скачков (как предполагал Гольдшмидт), так и то, что она идёт исключительно путём аккумуляции градуальных изменений внутри популяций (точка зрения СТЭ). Скорее всего, проблема состоит в том, чтобы определить роль каждого из этих механизмов в макроэволюции. Это, в частности, подразумевает, что эволюция на над- и подвидовом уровне – это совершенно разные процессы.

(b) Поскольку для различных царств организмов сальтационная эволюция может иметь разное значение, эволюционная биология должна преодолеть зооцентризм, преобладающий в ней со времен Дарвина (Bateman, DiMichele, 2002). Животные с их крайне ригидными планами строения, полностью формирующимися в эмбриогенезе, несомненно, наименее вероятные кандидаты на эволюции путём сальтаций (за исключением случаев описанных выше). Растения с их открытым, аддитивным характером роста и большим потенциалом самофертилизации вкупе с клональной вегетативной репродукцией, подходят на эту роль гораздо больше (Bateman, DiMichele, 2002). Таким образом, для того чтобы понять эволюционное значение «перспективных монстров», эволюционная биология должна принимать во внимание биоразнообразие во всей его полноте. Возможно, Гольдшмидт был прав относительно того, что гомеозисные мутанты играют важную роль в эволюции, он просто работал с не очень удачными объектами.

(c) Нужно признать и то, что редкость неких событий не обязательно означает их малозначительность. В естественных популяциях «перспективные монстры» могут быть редки, но даже если они столь же редки, как метеориты, достигающие земной поверхности, они, тем не менее, могут иметь огромное значение для эволюции. Метеориты, которые, как предполагается, смели с лица Земли динозавров в конце мелового периода, оказали огромное влияние на флору и фауну Земли. Но если кембрийский взрыв или возникновение покрытосеменных связано с «перспективными монстрами», то их значение для развития биоразнообразия на планете не меньше значения метеоритов.

(d) Гипотетические «монстры» должны изучаться экспериментально, а не только обсуждаться. Поскольку Evo-Devo располагает детальной информацией о том, как формируются «перспективные монстры», практически ничего не известно об их роли в естественных условиях. Так, популяционная динамика «монстров» должна интенсивно изучаться в полевых условиях (Theißen, 2000; Bateman, DiMichele, 2002; Vergara-Silva, 2003; Dietrich, 2003). Неградуальные модусы эволюции не получат общего признания до тех пор, пока приспособляемость «перспективных монстров» не будет изучена в естественных условиях. На пути к этой цели многообещающих кандидатов на роль «монстров» следует искать, прежде всего, среди современных видов. Флоральные гомеозисные мутанты, опять же, представляются хорошим объектом для исследований, хотя не всякий мутант подойдёт на эту роль. Стерильные мутанты, трансформировавшие свои репродуктивные органы (Рис. 1B), могут быть классифицированы буквально как безнадёжные. Хорошим объектом будут флоральные гомеозисные мутанты, возникающие в естественных популяциях и обнаруживающие хотя бы минимальный уровень приспособленности.

Было описано крайне мало подобных мутантов. В их числе – ослинниковые, например, bicalyx – рецессивный вариант Clarkia concinna, у которого лепестки трансформировались в сепалоидные органы (Ford, Gottlieb, 1992). Он встречается только в небольших популяциях в Сан-Франциско (США) в окружении растений дикого типа. Другой пример – это пелорический вариант *Linaria vulgaris* (льнянка обыкновенная) с актиноморфными (многолучевая симметрия) цветками (вместо зигоморфных) и встречающийся на островах недалеко от Стокгольма (Cubas et al., 1999). Если гены *bicalyx* не были описаны молекулярно, оказалось, что пелорический вариант Linaria выражается в CYCLOIDEA-подобном гене, но не является результатом эпимутации (метиляция ДНК), а скорее изменения последовательности ДНК (Cubas et al., 1999). Как Clarkia, так и Linaria обладают очень ограниченными возможностями распространения, и их приспособленность и конкурентоспособность в естественных условиях не исследованы, но вопрос об этом может ставиться (эпимутант Linaria может размножаться только вегетативно, Theißen, 2000). В противоположность этому, флоральная гомеозисная разновидность пастушьей сумки (*Capsella bursa-pastoris*) была описана уже 200 лет назад для

различных регионов Европы и задокументирована в популяциях значительного размера (Opiz, 1821; Trattinnick, 1821; Murbeck, 1918; Dahlgren, 1919; Gottschalk, 1971; Reichert, 1998). Эта «декандрическая» (decandric) разновидность обладает цветками, у которых отсутствуют лепестки (Рис. 1D), поскольку они трансформировались в тычинки («декандрический» и означает то, что у этой разновидности 10, а не 6 тычинок, как у дикого типа). Как минимум в нескольких случаях эта разновидность основана на мутации единственного кодоминантного локуса (Dahlgren, 1919). В. Готчальк (Gottschalk, 1971), на основании распространённости флоральной гомеозисной разновидности, заключил, что у неё могли быть селективные преимущества в сравнении с диким типом. Я не уверен, но готов согласиться с тем, что её приспособляемость, как минимум, не угнетена. Таким образом, эту разновидность можно характеризовать как «перспективный монстр». Этот феномен усиленно изучается, начиная с молекулярно-биологических исследований и кончая изучением роли мутантного фенотипа в естественных условиях. Важной задачей будущих исследований будет выяснение того, как служат ли эпимутации переходными стадиями к фазе «испытаний» мутантного фенотипа в процессе возникновения «монстра» (Theißen, 2000).

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Выше мы увидели, что «перспективных монстров» можно искать не только среди обитателей кембрийской фауны и флоры мела, но они могут окружать нас и в современное время, населяя многие подходящие (в экологическом смысле) места, начиная от отвесных скал в Калифорнии и заканчивая виноградниками в Германии (Ford, Gottlieb, 1992; Reichert, 1998). Но, в конце концов, каково подходящее место для «перспективных монстров» в эволюционной биологии? Небезопасно привлекать внимание к тому факту, что до сих пор не существует удовлетворительного объяснения макроэволюции. Можно легко стать мишенью для ортодоксальных эволюционных биологов или невольным союзником сторонников ненаучных объяснений эволюции. Первые уже знают все принципы, объясняющие сложность и разнообразие жизни, вторые убеждены, что наука никогда не найдёт окончательное объяснение, просто потому, что у сложности жизни неестественное происхождение. С эвристической точки зрения, обе позиции не-

удовлетворительны. Но место «перспективных монстров» в биологии может оказаться очень небольшим и располагаться где-то в узком промежутке между догматической эволюционной биологией, которая признает только градуальные изменения, и концепциями, полагающими, что живые организмы слишком сложны для того, чтобы их можно было описать научными методами. Другими словами, единственное подходящее место для «монстров» в настоящее время – это узкий просвет между Сциллой научного догматизма и Харибдой религиозных верований. Будущий прогресс эволюционной биологии может пройти через это узкое место.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Akam, M. Hox genes, homeosis and the evolution of segment identity: no need for hopeless monsters // Int. J. Dev. Biol., 1998, vol. 42, p. 445–451.

Albert, V. A.; Oppenheimer, D. G.; Lindqvist, C. Pleiotropy, redundancy and the evolution of flowers // Trends Plant Sci., 2002, vol. 7, p. 297–301.

Arthur, W. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology // Nature, 2002, vol. 415, p. 757–764.

Bateman, R. M.; DiMichele, W. A. Saltational evolution of form in vascular plants: a neoGoldschmidtian synthesis // Ingram, D. S.; Hudson, A. (eds.) Shape and Form in Plants and Fungi. London: Academic Press, 1994, p. 63–102.

Bateman, R. M.; DiMichele, W. A. Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGoldschmidtian saltation revisited // Cronk, Q. C. B.; Bateman, R. M.; Hawkins, J. A. (eds.) Developmental Genetics and Plant Evolution. London: Taylor & Francis, 2002, p. 109–159.

Baum, D. A.; Donoghue, M. J. Transference of function, heterotopy and the evolution of plant development // Cronk, Q. C. B.; Bateman, R. M.; Hawkins, J. A. (eds.) Developmental Genetics and Plant Evolution. London: Taylor & Francis, 2002, p. 52–69.

Becker, A.; Theißen, G. The major clades of MADS-box genes and their role in the development and evolution of flowering plants // Mol. Phyl. Evol., 2003, vol. 29, p. 464–489.

Bradley, D.; Carpenter, R.; Sommer, H.; Hartley, N.; Coen, E. Complementary floral homeotic phenotypes result from opposite orientations of a transposon at the Plena-locus of Antirrhinum // Cell, 1993, vol. 72, p. 85–95.

Carroll, S. B. Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates // Nature, 1995, vol. 376, p. 479–485.

Carroll, S. B. Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity // Nature, 2001, vol. 409, p. 1102–1109.

Coen, E. Goethe and the ABC model of flower development // C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences, 2001, vol. 324, p. 1–8.

Crepet, W. L. Progress in understanding angiosperm history, success, and relationships: Darwin's abominable 'perplexing phenomenon' // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2000, vol. 97, p. 12939–12941.

Cubas, P.; Vincent, C.; Coen, E. An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry // Nature, 1999, vol. 401, p. 157–161.

Dahlgren, K. V. O. Erblichkeitsversuche mit einer dekandrischen Capsella bursa-pastoris (L.) // Svensk Bot. Tidskr., 1919, vol. 13, p. 48–60.

Darwin, C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection. London: Murray, 1859.

Dennett, D. The New Replicators // Pagel, M. (ed.) Encyclopedia of Evolution. New York: Oxford University Press, 2002, vol. 1, p. E83–E92.

Dietrich, M. R. From hopeful monsters to homeotic effects: Richard Goldschmidt's integration of development, evolution and genetics // Am. Zool., 2000, vol. 40, p. 738–747.

Dietrich, M. R. Richard Goldschmidt: hopeful monsters and other 'heresies' // Nat. Rev. Genet., 2003, vol. 4, p. 68–74.

Doebley, J.; Stec, A.; Hubbard, L. The evolution of apical dominance in maize // Nature, 1997, vol. 386, p. 485–488.

Dobzhansky, T. Genetics and the Origin of Species. New York: Columbia University Press, 1937.

Ford, V. S.; Gottlieb, L. D. Bicalyx is a natural homeotic floral variant // Nature, 1992, vol. 358, p. 671–673.

Fortey, R. A.; Briggs, D. E. G.; Wills, M. A. The Cambrian evolutionary 'explosion' recalibrated // Bioessays, 1997, vol. 19, p. 429–434.

Frazzetta, T. H. From hopeful monsters to bolyerine snakes? // Am. Nat., 1970, vol. 104, p. 55–72.

Frohlich, M. W. An evolutionary scenario for the origin of flowers // Nat. Rev. Genet., 2003, vol. 4, p. 559–566.

Frohlich, M. W.; Parker, D. S. The mostly male theory of flower evolutionary origins: from genes to fossils // Syst. Bot., 2000, vol. 25, p. 155–170.

Gailing, O.; Bachmann, K. The evolutionary reduction of microsporangia in Microseris (Asteraceae): transition genotypes and phenotypes // Plant Biol., 2000, vol. 2, p. 455–461.

Gehring, W. J. The homeobox in perspective // Trends Biochem. Sci., 1992, vol. 17, p. 277–280.

Gilbert, S. F.; Opitz, J. M.; Raff, R. A. Resynthesizing evolutionary and developmental biology // Dev. Biol., 1996, vol. 173, p. 357–372.

Goldschmidt, R. The Material Basis of Evolution. New Haven: Yale University Press, 1940.

Gottschalk, W. Die Bedeutung der Genmutation für die Evolution der Pflanze. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1971.

Gould, S. J. The return of hopeful monsters // Natural Hist., 1977a, vol. 86 (6), p. 24–30.

Gould, S. J. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1977b.

Gould, S. J.; Eldredge, N. Punctuated equilibrium comes of age // Nature, 1993, vol. 366, p. 223–227.

Haag, E. S.; True, J. R. From mutants to mechanisms? Assessing the candidate gene paradigm in evolutionary biology // Evolution, 2001, vol. 55, p. 1077–1084.

Iltis, H. H. From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation // Science, 1983, vol. 222, p. 886–894.

Iltis, H. H. Homeotic sexual translocation and the origin of maize (Zea mays, Poaceae): a new look at an old problem // Econ. Bot., 2000, vol. 54, p. 7–42.

Junker, T. Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950 (Acta Biohistorica, Bd. 8). Marburg: Basilisken-Presse, 2004.

Junker, T.; Hoßfeld, U. Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2001.

Kanno, A.; Saeki, H.; Kameya, T.; Saedler, H.; Theissen, G. Heterotopic expression of class B floral homeotic genes supports a modified ABC model for tulip (*Tulipa gesneriana*) // Plant Mol. Biol., 2003, vol. 52, p. 831–841.

Kellogg, E. A. The grasses: a case study in macroevolution // Annu. Rev. Ecol. Syst., 2000, vol. 31, p. 217–238.

Kramer, E. M.; Di Stilio, V. S.; Schluter, P. M. Complex patterns of gene duplication in the APETALA3 and PISTILLATA lineages of the Ranunculaceae // Int. J. Plant Sci., 2003, vol. 164, p. 1–11.

Krizek, B. A.; Meyerowitz, E. M. The Arabidopsis homeotic genes APETALA3 and PISTILLATA are sufficient to provide the B class organ identity function // Development, 1996, vol. 122, p. 11–22.

Lenski, R. E.; Ofria, C.; Pennock, R. T.; Adami, C. The evolutionary origin of complex features // Nature, 2003, vol. 423, p. 139–144.

Levinton, J.; Dubb, L.; Wray, G. A. Simulations of evolutionary radiations and their application to understanding the probability of a Cambrian explosion // J. Paleont., 2004, vol. 78, p. 31–38.

Lewis, E. B. Homeosis: the first 100 years // Trends Genet., 1994, vol. 10, p. 341–343.

Lönnig, W.-E. Dynamic genomes, morphological stasis, and the origin of irreducible complexity // Parisi, V.; De Fonzo, V.; Aluffi-Pentini, F. (eds.) Dynamical Genetics. Trivandrum, India: Research Signpost, 2004, p. 101–119.

Mayr, E. Systematics and the Origin of Species. New York: Columbia University Press, 1942.

Mayr, E.; Provine, W. P. (eds.) The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology. Cambridge (Mass.); London: Harvard University Press, 1980 (Reprint with a New Preface by Ernst Mayr. Cambridge (Mass.); London: Harvard University Press, 1998).

Meyerowitz, E. M. Plants compared to animals: the broadest comparative study of development // Science, 2002, vol. 295, p. 1482–1485.

Meyerowitz, E. M.; Smyth, D. R.; Bowman, J. L. Abnormal flowers and pattern formation in floral development // Development, 1989, vol. 106, p. 209–217.

Moritz, D. M. L.; Kadereit, J. W. The genetics of evolutionary change in Senecio vulgaris L.: a QTL mapping approach // Plant Biol., 2001, vol. 3, p. 544–552.

Murbeck, S. V. Über staminale Pseudapetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone // Lunds Universitets Årsskrift, N.F., Avd. 2, Bd. 14, No. 25. Lund, 1918.

Ohya, Y. K.; Kuraku, S.; Kuratani, S. Hox code in embryos of Chinese soft-shelled turtle Pelodiscus sinensis correlates with the evolutionary innovation in the turtle // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.), 2005, vol. 304, p. 107–118.

Opiz, P. M. 2. Capsella apetala Opiz. Eine neue merkwürdige Pflanze // Flora, 1821, Nr. 28, oder: Botanische Zeitung, Regensburg, 28. Juli 1821.

Philippe, H.; Chenuil, A.; Adoutte, A. Can the Cambrian explosion be inferred through molecular phylogeny? // Development, 1994, vol. 120, Suppl., p. 15–25.

Raff, R. A. Editorial: stand up for evolution // Evol. Dev., 2005, vol. 7, p. 273–275.

Reichert, H. Eine kronblattlose Sippe des Hirtentäschels (Capsella bursa-pastoris) seit Jahren bestandsbildend bei Gau-Odernheim/ Rheinhessen // Hessische Floristische Rundbriefe, 1998, Bd. 47 (4), S. 53–55.

Reif, W.-E.; Junker, T.; Hoßfeld, U. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis // Theory Biosci., 2000, vol. 119, p. 41–91.

Riedl, R. A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena // Quart. Rev. Biol., 1977, vol. 52, p. 351–370.

Rieppel, O. Turtles as hopeful monsters // Bioessays, 2001, vol. 23, p. 987–991.

Ronse De Craene, L. P. The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective // Int. J. Plant Sci., 2003, vol. 164, p. 225–235.

Rudall, P. J.; Bateman, R. M. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots // Biol. Rev., 2002, vol. 77, p. 403–441.

Rudall, P. J.; Bateman, R. Evolutionary change in flowers and inflorescences: evidence from naturally occurring terata // Trends Plant Sci., 2003, vol. 8, p. 76–82.

Rutishauser, R.; Isler, B. Developmental genetics and morphological evolution of flowering plants, especially bladderworts (Utricularia): fuzzy Arberian morphology complements classical morphology // Ann. Bot., 2001, vol. 88, p. 1173–1202.

Rutishauser, R.; Moline, P. Evo-Devo and the search for "sameness" in biological systems // Richter, S.; Olsson, L. (eds.) Evolutionary Developmental Biology: New Challenges to the Homology Concept? Theory Biosci., 2005, vol. 124, p. 213–242.

Sattler, R. Homeosis in plants // Am. J. Bot., 1988, vol. 75, p. 1606–1617.

Simpson, G. G. Tempo and Mode in Evolution. New York: Columbia University Press, 1944.

Stuessy, T. F. A transitional-combinational theory for the origin of angiosperms // Taxon, 2004, vol. 53, p. 3–16.

Svensson, M. E. Homology and homocracy revisited: gene expression patterns and hypotheses of homology // Dev. Genes Evol., 2004, vol. 214, p. 418–421.

Theißen, G. Evolutionary developmental genetics of floral symmetry: the revealing power of Linnaeus' monstrous flower // Bioessays, 2000, vol. 22, p. 209–213.

Theißen, G. Development of floral organ identity: stories from the MADS house // Curr. Opin. Plant Biol., 2001, vol. 4, p. 75–85.

Theißen, G. Orthology: secret life of genes // Nature, 2002, vol. 415, p. 741.

Theißen, G. Birth, life and death of developmental control genes: new challenges for the homology concept // Richter, S.; Olsson, L. (eds.) Evolutionary Developmental Biology: New Challenges to the Homology Concept? Theory Biosci., 2005, vol. 124, p. 199–212.

Theißen, G.; Becker, A. Gymnosperm orthologues of class B floral homeotic genes and their impact on understanding flower origin // Crit. Rev. Plant Sci., 2004, vol. 23, p. 129–148.

Theißen, G.; Becker, A.; Di Rosa, A.; Kanno, A.; Kim, J. T.; Münster, T.; Winter, K.-U.; Saedler, H. A short history of MADS-box genes in plants // Plant Mol. Biol., 2000, vol. 42, p. 115–149.

Theißen, G.; Becker, A.; Kirchner, C.; Münster, T.; Winter, K.-U.; Saedler, H. How land plants learned their floral ABCs: the role of MADS-box genes in the evolutionary origin of flowers // Cronk, Q. C. B.; Bateman, R. M.; Hawkins, J. A. (eds.) Developmental Genetics and Plant Evolution. London: Taylor & Francis, 2002, p. 173–205.

Trattinnick, L. Botanische Bemerkungen // Flora, 1821, Nr. 4, S. 617–627.

Valentine, J. W.; Jablonski, D.; Erwin, D. H. Fossils, molecules, and the embryo: new perspectives on the Cambrian explosion // Development, 1999, vol. 126, p. 851–859.

Vargas, A. O.; Fallon, J. F. Birds have dinosaur wings: the molecular evidence // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.), 2005, vol. 304B, p. 86–90.

Vergara-Silva, F.. Plants and the conceptual articulation of evolutionary developmental biology // Biol. Philos., 2003, vol. 18, p. 249–284.

Wagner, G. P. What is the promise of developmental evolution. Part I: Why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations? // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.), 2000, vol. 288, p. 95–98.

Wagner, G. P.; Gauthier, J. A. 1, 2, 3 = 2, 3, 4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1999, vol. 96, p. 5111–5116.

Wagner, G. P.; Laubichler, M. D. Rupert Riedl and the re-synthesis of evolutionary and developmental biology: body plan and evolvability // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.), 2004, vol. 302, p. 92–102.

Wagner, G. P.; Müller, G. B. Evolutionary innovations overcome ancestral constraints: a re-examination of character evolution in male sepsid flies (Diptera: Sepsidae) // Evol. Dev., 2002, vol. 4, p. 1–6.

Wang, H.; Nussbaum-Wagler, T.; Li, B.; Zhao, Q.; Vigouroux, Y.; Faller, M.; Bomblies, K.; Lukens, L.; Doebley, J. F. The origin of the naked grains of maize // Nature, 2005, vol. 436, p. 714–719.

Wang, R.-L.; Stec, A.; Hey, J.; Lukens, L.; Doebley, J. The limits of selection during maize domestication // Nature, 1999, vol. 398, p. 236–239.

Weiss, K. M. The phenogenetic logic of life // Nat. Rev. Genet., 2005, vol. 6, p. 36–46.

Wray, G. A.; Levinton, J. S.; Shapiro, L. H. Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla // Science, 1996, vol. 274, p. 568–573.

Wright, S. Review of the book "The material basis of evolution" by R. Goldschmidt // Sci. Monthly, 1941, vol. 53, p. 165–170.